Untersuchungen über die Morphologie der abdominalen Hautdrüsen einheimischer Apiden *(Insecta, Hymenoptera)*.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Gudrun Altenkirch
aus Berlin

1962

1. Referent: Prof. Dr. W. Ulrich

2. Referent: Prof. Dr. K. Günther

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Februar 1961

Tag der Promotion: 28. Feb. 1962

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 7, Heft 2 (1962)
Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin)
Direktoren: Prof. Dr. W. Ulrich und Prof. Dr. K. Günther

Untersuchungen über die Morphologie der abdominalen Hautdrüsen einheimischer Apiden *(Insecta, Hymenoptera)*.*

Von

GUDRUN ALTENKIRCH

(Mit 24 Abbildungen)

Eingegangen am 20. März 1961

A. Einleitung

Die Untersuchungen, über die im Folgenden berichtet werden soll, stehen im Zusammenhang mit den strepsipterologischen Arbeiten des Instituts, insbesondere mit den z. T. weit zurückreichenden Arbeiten, die mit Hilfe der stylopisierten Sandbienenkolonie beim Weinmeisterhorn betrieben werden konnten. Eine meiner Kolleginnen, Fräulein Schulz-Blochwitz, hatte sich schon vor dem Beginn meiner Untersuchungen mit dem Verhalten der stylopisierten Sandbienenweibchen befaßt und war dabei auf paarige, ventrale Hautdrüsensäckchen aufmerksam geworden, die nur den Bienenweibchen zukommen und schon von Brandenburg (1953), gelegentlich seiner Untersuchungen über die Folgen der Stylopisation, gesehen worden waren. Diese Drüsen wurden uns dadurch interessant, daß sie, wie Fräulein Schulz-Blochwitz feststellen konnte, nicht selten von Nematoden bewohnt werden und bei den stylopisierten Weibchen reduziert sind.

Im Frühjahr 1958 empfahl mir Professor W. Ulrich, mich mit den fraglichen Drüsen näher zu befassen und womöglich herauszufinden, welche Funktion diese auffallenden und merkwürdigen Gebilde haben. Verschiedene Umstände führten mich auf die Wege einer vergleichend morphologischen Betrachtung. Wie schon be-

---

* D 188. — Gekürzte Fassung einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin. Die Originalarbeit mit sämtlichen Abbildungen befindet sich im I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.

fürchtet, erlosch unsere wertvolle Bienenkolonie durch Kulturmaßnahmen, die die Vegetation veränderten und die Hänge für Frühjahrsandrenen unbewohnbar machten. So mußte ich darauf ausgehen, möglichst viele Apiden vergleichend zu untersuchen und auf diese Weise auch Einblick in die Funktion jener Drüsen zu gewinnen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Ulrich, bin ich für die Überlassung der Arbeit und für die stete Hilfe in Krisen aller Art zu großem Dank verpflichtet. Für gute Ratschläge und praktische Hinweise danke ich Fräulein Dr. Hoffmann und den Herren Dr. Brandenburg, Dr. Peters und Dr. Urich.

B I 1. Literatur

Zu Beginn meiner Untersuchungen waren mir nur zwei Arbeiten bekannt, die sich mit den Hautdrüsen der Apiden befaßten. Heselhaus (1922) untersuchte sämtliche Apiden auf die bei ihnen vorkommenden Hautdrüsensysteme, wobei die Hautdrüsen des Abdomens nur am Rande mitbehandelt wurden. Jacobs (1925) ging von seinen Untersuchungen des Duftorgans der *Apis*-Arbeiterin aus. Anschließend daran befaßte er sich mit den abdominalen Hautdrüsen der solitären Apiden, um das Duftorgan der *Apis*-Arbeiterin vergleichend einordnen zu können.

Durch einen Zufall entdeckte ich eine alte, von allen übersehene Mitteilung von Semichon (1905), aus der hervorgeht, daß sich dieser Autor sogar sehr genau nicht nur mit der *Andrena*-Drüse, sondern auch mit Sterniteckendrüsen anderer Apiden beschäftigt hat.

Die Literatur, in der die Lebensweise der einzelnen Apidengattungen beschrieben wird, ist sehr umfangreich und weit zerstreut. Ausgangspunkte waren auch für mich Frieses Werk „Die Bienen Europas" (1901) sowie die „Biologie der Hymenopteren" von Bischoff (1927). Von besonderer Bedeutung für meine Untersuchungen waren die Arbeiten von Malyshev (1916) und die aus neuerer Zeit stammenden Arbeiten von Michener (1944) und seinen Mitarbeitern.

Zur Identifikation der Apiden wurden die Bestimmungstabellen von Schmiedeknecht (1930) herangezogen. In allen systematischen Fragen habe ich mich an das moderne System von Michener (1944) gehalten.

B I 2. Material

Zu den Untersuchungen der abdominalen Hautdrüsen der Apiden eignete sich nur lebendfrisches Tiermaterial. Trockenes Sammlungsmaterial konnte nicht verwendet werden, da die Drüsenzellen dort erfahrungsgemäß nur undeutlich zu erkennen sind.

— Fang

In dem sehr umgrenzten Gebiet von West-Berlin mußte ich mich damit zufrieden geben, wenigstens eine Gattung aus jeder Unterfamilie zu fangen und zu untersuchen. Als Fanggebiete standen mir zur Verfügung:

— eine *Andrena-vaga*-Kolonie in Spandau, Weinmeisterhöhe,
— *Andrena-fulva*-Kolonien in Wilmersdorf, Laubacher Straße und
— *Colletes-cunicularius*-Kolonien im westlichen Wannsee und im Düppeler Forst (an der Bahnstrecke Wannsee-Babelsberg),

sowie die blühenden Pflanzen der Umgebung Berlins und des Botanischen Gartens. Die Königinnen und Arbeiterinnen von *Apis* erhielt ich vom Versuchsbienenstand des Zoologischen Instituts.

Insgesamt konnten 66 Arten gefangen und untersucht werden, die sich auf 19 Gattungen aus 13 der von Schmiedeknecht (1930) aufgestellten 16 Unterfamilien verteilen.

— Zuchtversuch

Zur Beantwortung der Frage nach der Funktion der zu beschreibenden Drüse ist das nächstliegende, entweder in der Natur oder unter künstlichen Bedingungen Tiere ständig zu beobachten und in ihre Lebensgewohnheiten einzugreifen.

Da mir keine geeignete Kolonie zu solchen Lebenduntersuchungen zur Verfügung stand, blieb der Versuch, die Tiere künstlich anzusiedeln oder zu halten. Solche Versuche wurden im Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin schon früher von Ulrich 1950/51 (1956) und von Lauterbach 1953 (nicht veröffentlicht) durchgeführt. Ulrich ging davon aus, daß man Andrenen in geeigneten und ausgewählten Lebensphasen verpflanzen müßte. Zum Umsetzen geeignet erschienen ihm

1. ♀♀, die gerade aus der Erde gekommen waren und noch nicht selbst gegraben oder sich orientiert hatten,
2. ♀♀, die begattet vom Grabetrieb besessen sind, und
3. die in ihren Zellen überwinternden Bienen.

Da sich der Verpflanzung der überwinternden Bienen technische Schwierigkeiten entgegensetzten, versuchte Ulrich die ♀♀ der beiden vorher genannten Lebensperioden umzusiedeln. Diese Umsiedlungen sowohl in den Institutsgarten, als auch an einen Südhang an der Havel schlugen fehl. Im Jahre 1953 versuchte Lauterbach durch die Ausgrabung überwinternder Bienen Nistbewohner des dafür konstruierten Bienenterrariums zu bekommen. Die mit ihrer heimatlichen Erde in das Bienenterrarium gebrachten Tiere gruben sich auch ein. Im Frühjahr schlüpfte aber keines von ihnen. Somit sind alle diese Versuche bisher fehlgeschlagen.

Ich selbst führte im Garten des Zoologischen Instituts Ansiedlungsversuche durch. Auf einem besonnten Weg des Gartens hatten sich drei Tiere der Gattung *Andrena* angesiedelt. Zu diesen Tieren setzte ich *Andrena fulva* ♀♀ aus der Kolonie in Wilmersdorf unter einem Gazekasten aus. Die Tiere gruben sich nur oberflächlich ein. Auch der Ansiedlungsversuch von mit Lachgas betäubten Tieren schlug fehl. Im Labor gehaltene Tiere ließen so merklich in ihren Lebensfunktionen nach, daß die Untersuchungsergebnisse dadurch weitgehend beeinträchtigt wurden.

Erst in neuester Zeit ist aus der Literatur ein Fall bekannt geworden, in dem erfolgreich Andrenen künstlich gezüchtet wurden. Meidell (1958) gelang es, *Andrena, Halictus* und *Sphecodes* im Winter mit ihrer Nisterde auszugraben und in einem kompliziert gebauten Metallkasten nebeneinander zu halten und zu züchten.

— Artenliste

Artennamen (nach Schmiedeknecht)	Individuenzahl ♀♀	♂♂	Fundort
Andrena spec.	3	—	Schl.
Andrena albicans Müll.	1	—	G.
Andrena cingulata F.	3	—	L.
Andrena clarkella K.	2	—	G.
Andrena combinata Alfk.	3	—	Bot.
Andrena denticulata K.	2	—	Bot.
Andrena flavipes Pz.	5	—	Bot.
Andrena florea F.	1	—	Bot.
Andrena floricola Ev.	2	—	K., Bot.
Andrena fucata Sm.	5	—	G.
Andrena fulva Schrank.	40	15	Wil., Wei., Bot.
Andrena fulvago Christ.	10	—	Bot.
Andrena fulvata Schmiedk.	2	—	G.
Andrena fulvida Schk.	4	—	Bot.
Andrena gwyana K.	5	—	Bot.
Andrena helvola L.	30	—	Bot.
Andrena jacobi Perk.	8	—	Bot.
Andrena lapponica Zett.	1	—	Bot.
Andrena nana K.	1	—	Bot.
Andrena nigroaenea K.	1	—	Pf.
Andrena nitida Geoffr.	15	—	Bot., Wil.
Andrena praecox Scop.	2	—	Bot.
Andrena propinqua Schck.	5	—	Bot.
Andrena rosae Pz.	2	—	Bot.
Andrena sericea Christ.	2	—	Bot., G.
Andrena subopaca Nyl.	2	—	Bot., G.
Andrena vaga Pz.	1	—	B.
Andrena varians K.	1	—	Bot.
Prosopis punctulatissima Sm.	6	—	Bot.
Colletes cunicularius (L.)	20	15	Koh., G.
Colletes daviesanus Sm.	20	—	Bot.
Panurgus calcaratus (Scop.)	3	—	D.
Nomada spec.	2	—	Bot.
Nomada flavopicta K.	—	1	Bot.
Nomada goodeniana K.	1	—	G.
Nomada marshamella K.	5	5	Bot.
Halictus spec.	8	—	Bot.
Halictus eurygnathus Blüthg.	15	—	Bot., Pf.
Halictus maculatus Sm.	4	—	Koh.
Sphecodes spec.	5	—	Schl.
Sphecodes fuscipennis Germ.	8	—	Koh., L.
Sphecodes rubicundus v. Hag.	4	—	Koh.
Anthophora acervorum L.	20	6	Bot., L., Z. I.
Anthophora furcata Panz.	1	1	Bot.
Anthophora vulpina Pz.	2	5	Bot.
Melecta armata Panz.	6	—	Z. I., Bot.
Crocisa scutellaris F.	1	—	Bot.
Eucera longicornis L.	4	—	Bot.
Bombus agrorum F.	6	—	Bot.

Artennamen (nach Schmiedeknecht)	Individuenzahl ♀♀	♂♂	Fundort
Bombus hypnorum L.	5	—	Bot.
Bombus lapidarius L.	5	—	Bot.
Bombus pratorum L.	5	—	Bot.
Bombus terrestris L.	4	—	Bot.
Psithyrus rupestris (F.)	2	—	Bot.
Apis mellifica L. ☿☿	10	—	Z. I.
Apis mellifica L. ♀♀	4	—	Z. I.
Eriades maxillosus L.	5	—	Bot.
Eriades nigricornis Nyl.	10	5	Bot., Z. I.
Eriades truncorum L.	1	—	Bot.
Osmia spec.	2	—	Bot.
Osmia rufa (L.)	6	—	Bot., Wil.
Osmia villosa Schenk.	1	—	Bot.
Megachile ericetorum Lep.	7	5	Bot.
Megachile lagopoda	1	1	Bot.
Megachile maritima K.	7	2	Bot.
Anthidium manicatum L.	10	5	Bot.
Coelioxys aurolimbata Först.	1	—	Bot.
Vespa crabro L.	3	—	Borg.

In der Artentabelle wurden die nicht bestimmten Individuen als ... spec. aufgenommen.

Abkürzungen der Fundorte:

B.	Buch	L.	Lichtenrade
Borg.	Borgsdorf	Pf.	Pfaueninsel
Bot.	Botanischer Garten	Schl.	Schlachtensee
D.	Dahlem, Corrensplatz	Wei.	Weinmeisterhöhe
G.	Grunewald	Wil.	Wilmersdorf
K.	Kladow	Z. I.	Zoologisches Institut
Koh.	Kohlhasenbrück		

B I 3. Methodik

— Untersuchung lebendfrischer Tiere

Bei der Untersuchung lebendfrischer Tiere wurde das Abdomen der Tiere in Ringer-Lösung (nach Meisenheimer) präpariert. Dabei wurden Tergite und Sternite Segment für Segment voneinander gelöst.

Um bei den ♀♀ der Andrenen den Ausführgang des Drüsensäckchens sichtbar zu machen, wurden die Drüsen am lebenden Tier mit Hilfe des Leitz-Mikromanipulators mit Methylenblau gespritzt.

Der Zusammenhang zwischen Ampullenzellen, Sekretbehälter und Sekret ließ sich bei *Andrena* dadurch klären, daß die herauspräparierten Drüsensäckchen unter dem Mikroskop auf dem Wärmetisch nach Eisenberg langsam in KOH auf 65° C erhitzt wurden. Die genannten Drüsenelemente lösten sich mit steigender Temperatur nacheinander auf.

Die Fotografien wurden mit der Leica am Ortholuxmikroskop gemacht. Die Präparation lebendfrischer Tiere wurde unter dem Greenough-Mikroskop ausgeführt.

— Schnittmethode

Die Abdomina der lebendfrischen Tiere wurden in Bouin-Duboscq-Brasil (Romeis 1948) fixiert. Daran schloß sich eine Erweichung der Kutikula mit Butylalkohol an, die je nach Härte der Kutikula auf 7 bis 14 Tage ausgedehnt wurde. Alle Objekte wurden in Paraffin eingebettet. Geschnitten wurde meist in 10 μ Dicke, und zwar die Übersichtsschnitte als Querschnitte, besonders wichtige Objekte auch als sagittale Längsschnitte. Um ein Abschwimmen der Schnitte während der Färbung zu verhindern, wurden sie vorher mit Celloidin überzogen.

Als Übersichtsfärbung wurde Alaunhämin nach Mayer, Gegenfärbung mit Eosin (Romeis 1948) verwendet. Um einen Aufschluß über die Eigenschaften des Sekrets zu bekommen, wurden bei Schnitten von *Andrena* folgende Färbungsmethoden angewandt: Azan, Hämatoxylin nach Delafield, Mucocarmin/Metanilgelb nach Mayer-Masson, Lichtgrün (Romeis 1948) und Feulgen (Lipp 1956).

Der Versuch, Gefrierschnitte anzufertigen, schlug wegen der Zarthäutigkeit der Objekte fehl.

B II 1. Morphologische Untersuchungen der abdominalen Hautdrüsen der Apiden

Bevor die Drüsenvorkommen bei den einzelnen untersuchten Apiden-Gattungen beschrieben werden, muß zur Übersicht kurz auf die Drüsentypen eingegangen werden, um die es sich hier handelt.

Die Abbildungen geben die Verhältnisse im Abdomen einer Art der betreffenden Gattung wieder. Bei mehreren untersuchten Arten einer Gattung stimmten alle Arten in der Ausbildung der Sterniteckendrüsen mit den Darstellungen auf den Abbildungen überein. Die übrigen Drüsenvorkommen variieren meist bei den einzelnen Arten unerheblich in quantitativer Hinsicht.

Es sind 4 verschiedene Drüsentypen zu besprechen, die sich aus zwei Elementen, den Ampullenzellen und den Palisadenzellen, zusammensetzen. Als Ampullenzellen werden Zellen bezeichnet, die nach dem Typ der „Leydigschen Zelle“ (Koschevnikow 1899) (Abb. 1) gebaut sind. Sie unterscheiden sich von den Palisadenzellen durch ihre ovale Gestalt und den Besitz eines intrazellulären Ausführkanals.

Die 4 verschiedenen Drüsentypen sind:

1. Die Drüsen an den vorderen Sternitecken, die aus Ampullenzellen bestehen,
2. Ampullenzellen, die entweder an den Seiten der Sternite in die Flankenhäute münden (latero-intersegmentale Drüsen), oder unter Durchbrechung der Kutikula auf der Fläche der Segmente nach außen führen,
3. Palisadenzellen nach dem Typ der Wachszellen bei *Apis*, die auf allen Segmenten vorkommen können, bei einigen Apiden aber eine bestimmte Lokalisation besitzen,

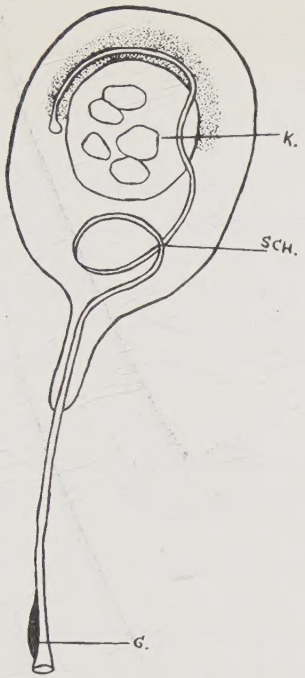


Abb. 1. Ampullenzelle des Typs der „Leydigschen Zelle" (Schema).

4. die Koschevnikowsche Drüse (Koschevnikow 1899) am Stachelapparat, die auch aus Ampullenzellen besteht.

Bei der Beschreibung des Stachelapparates benutzte ich die von Zander (1951) gebrauchten Ausdrücke „oblonge Platte" für Sternit 9, „quadratische Platte" für Tergit 9 und „Stigmenplatte" für Tergit 8. Bekanntlich werden nach der morphologischen Grundeinteilung die Abdominalsegmente mit den Zahlen 2—10 bezeichnet, wenn das 1. Abdominalsegment mit zum Thorax gerechnet wird.

Solitäre Beinsammler

Gattung Andrena

Andrena ♀♀

Heselhaus (1922) und Jacobs (1925) haben die segmentalen Drüsensäckchen an den Ecken des 4., 5. und 6. Sternits beschrieben. Semichon (1905/06) hat außerdem die jahreszeitliche Verteilung der Sekretproduktion und das Vorhandensein des Sekrets bei stylopisierten ♀♀ untersucht.

— Segmentale Drüsensäckchen

Untersucht wurden insgesamt 28 Arten auf das Vorhandensein der segmentalen Drüsensäckchen. Alle untersuchten Arten be-

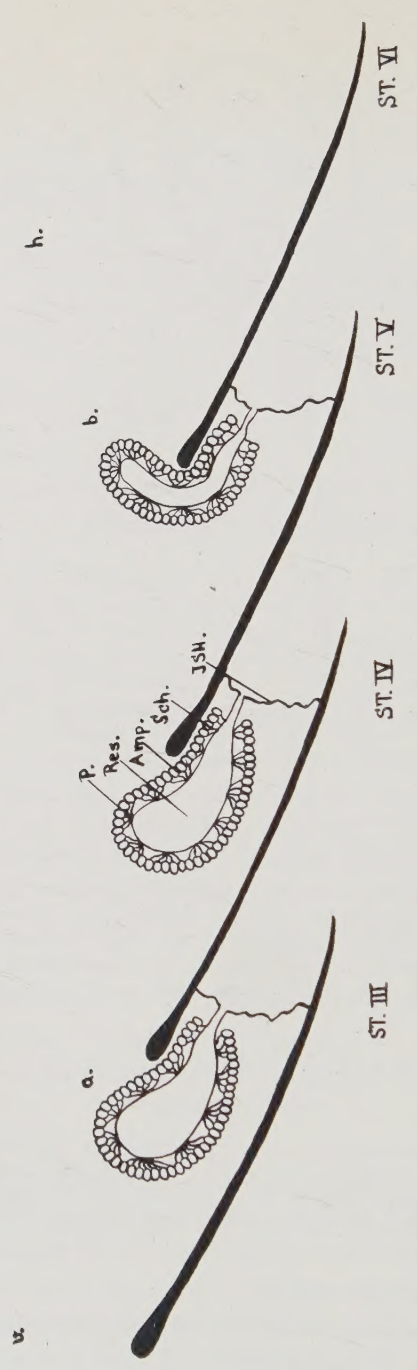


Abb. 2. Sagittaler Längsschnitt durch das Abdomen von *Andrena* F. ♀♀ (Schema).
a) Gefülltes Drüsensäckchen, b) Erschlafftes Drüsensäckchen.

sitzen 3 Paar Drüsen am 4., 5. und 6. Sternit. Alle Drüsen sind aus den gleichen Elementen aufgebaut. Ein Unterschied ergibt sich in der Größe der einzelnen Drüsen. Sie variiert aber auch innerhalb eines Individuums, so daß oft das vordere Paar kleiner ist als die übrigen.

Die Drüsensäckchen liegen ventral der vorderen Sternitecke. Sie sind eingepreßt zwischen dem Vorderrand des einen und dem Hinterrand des folgenden Sternits (Abb. 2). Im leeren Zustand wölben sie sich schalenförmig um die Sternitecken. Die Mündung des zum Reservoir eingestülpten Intersegmentalhautschlauchs liegt etwa auf der Kutikulaleiste, die innen die Sternitecke von dem übrigen Sternit trennt.

An dem Drüsensäckchen unterscheidet man zur Beschreibung vier verschiedene Bestandteile: 1. Ampullenzellen, 2. den intrazellulären Ausführkanal, 3. die Intersegmentalhaut und 4. das Sekret.

Um die eingestülpte Intersegmentalhaut liegen dicht beieinander Ampullenzellen (Abb. 2). Sie sind von einem dichten Netz von Tracheen umsponnen. Jede Ampullenzelle ist nach dem Prinzip der „Leydigschen Zelle“ (Koschevnikow 1899) (Abb. 1) aufgebaut. Sie besitzt einen für eine Drüsenzelle auffallend kleinen Kern. Um den meist nierenförmigen Kern liegt ein körniger Hof, scheinbar die Bildungsstätte des Sekrets.

In jede einzelne Zelle führt ein Schlauch, der sich zum Innern der Zelle hin verjüngt. Er endet meist in einer Blase nach einer Windung um den Kern. An dem Ende, das in die Intersegmentalhaut führt, ist eine Verdickung zu erkennen. Es handelt sich hierbei wahrscheinlich um den Kern der Zelle, die den distalen Teil des Schlauches bildet. Heselhaus (1922) bezeichnet eine solche Verdickung an dem Schlauch der Ampullenzellen von *Anthidium* als „Geleitzelle“. Die Bedeutung dieser „Geleitzelle“ ist unbekannt.

Zwischen 8 und 40 Schläuche münden in eine Porenplatte (Abb. 2). Das bedeutet, daß auf der ausgebreiteten Intersegmentalhaut Porenplatten in regelmäßigem Abstand verteilt sind. Zum Ausgang des Drüsensäckchens hin münden die Schläuche nur einzeln in das Reservoir.

An diesem Reservoir fehlt ein Verschlußmechanismus. Der aus der Intersegmentalhaut faltig ausgestülpte Schlauch ist an seiner Einmündung in die Intersegmentalhaut von einem Kranz von Spinulae umgeben.

Die Drüse ist etwa 1 mm lang, 0,4 mm breit und 0,2 mm hoch. Das Sekret aus einem Organ dieser minimalen Ausdehnung zu isolieren, ist sehr schwierig. Außerdem erstarrt das Sekret sofort an der Luft oder in Berührung mit einer körperfremden Flüssigkeit. Daher ist jeder Versuch, eine Sekretprobe zu entnehmen, von vornherein hoffnungslos.

Bei Färbungen des Sekrets in Schnitten treten folgende Farbreaktionen auf:

Färbung	Farbe des Sekrets
Azan	blau, blaurot, rot
Alaunhämin/Eosin	rosa
Hämatoxylin/Eosin	rosa
Mucocarmin/Metanilgelb	gelb
Lichtgrün	grünlich

Die Ergebnisse der Sekretfärbung mit Hämatoxylin und Mucocarmin lassen nach Romeis (1948) auf ein mucoides Sekret schließen. Das mucoide Sekret unterscheidet sich vom sogenannten mucösen Schleim durch bestimmte Farbreaktionen, die aber nicht immer spezifisch sind. Die Bezeichnung mucoides Sekret läßt also keine Schlüsse auf die Beschaffenheit und Zusammensetzung des Sekrets zu.

In Schnitten erscheint das Sekret schollig. Beim lebenden Tier ist es meist, je nach dem Medium, in dem das Tier untersucht wird, von mehr plastischer bis körniger Konsistenz.

Beim lebendfrischen Tier kann man im Frühjahr, also bei den gerade aus dem Erdboden kommenden ♀♀, kein Sekret finden. d. h. die Säckchen sind schlaff. Die Drüsen scheinen nicht in Funktion zu sein. Erst Tiere, die einige Wochen später gefangen wurden, zeigten in den Drüsensäckchen eine gelblich schimmernde Masse. Das Reservoir war deutlich gefüllt. Bei abgeflogenen Tieren, kenntlich an den abgestoßenen Haaren und den ausgefransten Flügeln, war das Drüsensäckchen schlaff. Scheinbar fand dort keine Sekretion mehr statt. Semichon (1905) konnte die gleichen Beobachtungen machen. Er sah, daß erst bei sammelnden ♀♀ von *Andrena nigroaenea* und *Colletes cunicularius* die Sekretsäckchen gelb gefüllt waren.

Aus der Untersuchung der Schnitte ergab sich eindeutig, daß auch die jungen Frühjahrsweibchen Sekret in dem Reservoir haben. Bei ihnen scheint das Sekret nur dünnflüssig und farblos zu sein, während es bei den sammelnden ♀♀ dickflüssig und gelb ist.

Bei der Untersuchung der Drüsensäckchen von *Andrena* bemerkte auch ich in dem Sekret dieser Säckchen Nematoden, die dort anscheinend parasitisch leben. Von den 28 untersuchten Arten

besaßen nur 3 diese Drüsenbewohner. Nematoden befanden sich in den Drüsen von *Andrena vaga*, *Andrena fulva* und *Andrena albicans*. Von *Andrena vaga*, die aus Buch stammte, und *Andrena albicans*, die im Grunewald bei Paulsborn gefangen wurde, konnte nur je ein Exemplar untersucht werden. So kann hier keine Auskunft über die eventuelle Verbreitung der Nematoden in diesen Arten gegeben werden. Von etwa 30 untersuchten Individuen von *Andrena fulva* aus der Kolonie in Wilmersdorf besaßen nur 2 Tiere in den Drüsensäckchen Nematoden.

Schulz-Blochwitz (noch nicht veröffentlicht) konnte bei ihren Untersuchungen an *Andrena vaga* an allen Individuen einen Befall aller Drüsen mit Nematoden feststellen. Ihre Tiere stammen von zwei Fundorten, Buch und Weinmeisterhöhe. Bei *Andrena fulva* aus Wilmersdorf konnte sie auch nur bei einem von 5 untersuchten Tieren einen Nematodenbefall erkennen.

Nach Schulz-Blochwitz handelt es sich bei den Nematoden um Tiere aus der Familie der *Diplogasteridae*. Diese Tiere halten sich in den Drüsen als Dauerlarven auf. Wie sie in die Drüsen gelangen und diese wieder verlassen, ist noch unbekannt. Sie befinden sich jedenfalls nach Schulz-Blochwitz schon im Sekretraum der überwinternden Imagines und nehmen dann zahlenmäßig in der Drüse mit abnehmender Sekretproduktion im Frühjahr ab. Außerdem fand Schulz-Blochwitz Nematoden in den Pollenballen an den Sammelbeinen der Bienen und an den Wänden der Bauten. Ulrich (1933) hat mit seinen Versuchen, *Andrena*-Larven in ausgegrabenen Zellen großzuziehen, keinen Erfolg gehabt. Hierzu schreibt er: „Das Ende aller Versuche wurde immer nur durch den verkommenden Futtervorrat herbeigeführt." Mündlich fügte er dem jetzt hinzu, daß an dem Futtervorrat immer kleine Nematoden beobachtet werden konnten, deren Erscheinen damals keine Bedeutung beigemessen wurde, jetzt aber unter einem neuen Licht erscheint.

— Ampullenzellen

Die ♀♀ von *Andrena* besitzen außer den segmentalen Drüsensäckchen noch weitere abdominale Drüsenvorkommen.

Die folgende Beschreibung der Hautdrüsenvorkommen trifft nur auf *Andrena fulva* zu. Alle übrigen *Andrena*-Arten weichen geringfügig, meist in quantitativer Hinsicht, von dem aufgestellten Schema (Abb. 5) ab.

Am 2. Sternit münden etwa 20 Ampullenzellen dicht nebeneinander in die Flankenhaut. An den Sterniten 3 bis 6 befindet sich

seitlich je eine Häufung von etwa 20 Ampullenzellen. Diese „laterointersegmentalen" Drüsen liegen den Sterniteckendrüsen des folgenden Sternits so dicht an, daß im Querschnitt kaum die Trennung beider Drüsenkomplexe durchgeführt werden kann.

Auf der vorderen Fläche des 4. Sternits münden einige Ampullenzellen durch die Kutikula nach außen.

Auf den Flächen aller Tergite, mit Ausnahme der Fläche des 7. Tergits, befinden sich Ampullenzellen. Auf Tergit 2 münden seitlich vom Stigma nur etwa 5 Ampullenzellen. Die Tergite 3, 4, 5 und 6 besitzen auf der hinteren Fläche eine Reihe von Ampullenzellen. Auf der Fläche des 3. Tergits scheint eine Häufung der Drüsenzellen vorzuliegen.

Auf Tergit 3, 4 und 6 befinden sich außerdem am Vorderrand, in die Intersegmentalhaut mündend, Ampullenzellen. Sie scheinen auch am Vorderrand des 3. Tergits besonders gehäuft zu sein.

— Palisadenzellen

Auf dem 3. Tergit finden sich hinter dem Stigma Palisadenzellen in einer so geschlossenen Form, daß der Eindruck eines Organs entsteht. Bei lebendfrisch präparierten Tieren konnte dieses Gebilde nicht gesehen werden. Im Schnitt liegen hinter dem Stigma hohe Palisadenzellen, die zum Rand hin niedriger werden, der Kutikula dicht an. Über die Funktion dieses Gebildes ist mir nichts bekannt.

Außer dieser organartigen Anordnung befinden sich auf den Segmenten keine Palisadenzellen.

— Drüsen am Stachelapparat

Die paarig seitlich neben der Stachelrinne liegende Stachelscheide ist innen mit einer hohen Palisadenzellschicht versehen. Diese Palisadenzellen liegen nicht der Kutikula an, sondern an einer Haut, die sich von der dorsalen zur ventralen Kante der Stachelscheide spannt. Diese Anordnung findet sich auch bei anderen Apiden.

Die Stachelrinne kleidet eine besonders hohe Palisadenzellschicht aus. Dorsal über der Stachelrinne münden meist mehrere Ampullenzellen in den Stachelrinnenwulst. Auch ventral der Stachelrinne münden oft einige Ampullenzellen. Diese Drüsenvorkommen variieren offensichtlich von Art zu Art.

Die oblonge, die quadratische und die Stigmenplatte sind mit einer niedrigen Palisadenzellschicht bedeckt.

Die Koschevnikowsche Drüse ist deutlich vorhanden. Sie mündet in die Intersegmentalhaut zwischen quadratischer und Stigmenplatte. Sie weist eine große Ähnlichkeit mit den Sterniteckendrüsen von *Colletes* auf.

Andrena ♂♂

Nach Heselhaus (1922) befinden sich bei den ♂♂ nur an der Basis des 3. Tergits zwei Drüsenhaufen von Ampullenzellen. Jacobs (1925) schließt sich den Angaben Heselhaus' an.

Die ♂♂ von *Andrena fulva* wurden lebendfrisch und im Schnitt untersucht (Abb. 6).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen fehlen den ♂♂ vollkommen.

— Ampullenzellen

Am 3. Sternit befinden sich etwa 40 „latero-intersegmentale" Ampullenzellen, am 4. und 5. Sternit etwa 20, während am 6. Sternit nur eine geringe Anzahl dieser Drüsenzellen vorhanden ist.

Auf allen Sterniten, ausgenommen Sternit 2, sind auf den Flächen Ampullenzellen festzustellen. Diese Ampullenzellen konnten am lebendfrischen Tier nicht gesehen werden. Im Schnitt wirken sie wie ein dichter Palisadenzellbelag, sind jedoch durch ihre abgerundete Form als Ampullenzellen ausgewiesen. Ausführkanäle konnten nicht gesehen werden. Diese Drüsenvorkommen befinden sich besonders ausgedehnt auf dem 4., 5. und 7. Sternit.

Auf den Flächen aller Tergite befinden sich Beläge des gleichen Zelltyps. Hier konnten aber auch am lebendfrischen Tier Ampullenzellvorkommen gesehen werden. Auf dem vorderen Teil des 2. Tergits mündet paarig ein Drüsenbündel. Das Mündungsfeld konnte nicht genau festgestellt werden. Auf allen anderen Tergiten befinden sich paarig hinter dem Stigma Ampullenzellbündel, die dort direkt mit langen Kanälen durch die Kutikula nach außen münden. Im Schnitt erscheinen diese Drüsenvorkommen über die Fläche der Tergite verstreut.

— Palisadenzellen

Palisadenzellen wurden nicht gesehen.

Gattung Prosopis

Jacobs (1925) beschreibt Drüsenzellen am Vorderrandzapfen des 4., 5. und 6. Sternits. Von mir wurden die ♀♀ von *Prosopis punctulatissima* untersucht (Abb. 7).

— Sterniteckendrüsen

An den Vorderrandzapfen des 4., 5. und 6. Sternits befinden sich Ampullenzellkomplexe. Am 5. und 6. Sternit liegen die Drüsenzellen ähnlich wie die Sterniteckendrüsen von *Andrena*. Am 4. Sternit sind die Ampullenzellen nach innen verschoben, d. h. die Hauptmasse der Ampullenzellen mündet an der Innenkante der Sternitecke in die Intersegmentalhaut, während sich das Drüsenbündel bis zur Außenkante der Sternitecke unter dieser hinwegzieht.

— Ampullenzellen

An den Flankenhäuten des 3., 4., 5. und 6. Sternits befinden sich hier wie bei *Andrena* „latero-intersegmentale" Drüsen. Am 3. Sternit scheinen diese Drüsen gehäuft zu sein.

Auf den Flächen der Sternite befinden sich keine Drüsenzellen. Am Vorderrand des 6. und 7. Sternits münden paarig einige Ampullenzellreihen in die Intersegmentalhaut.

Auf der Fläche des 3. Tergits befindet sich eine lockere Schicht von Ampullenzellen. Am Vorderrand des 5. und 6. Tergits münden einige Ampullenzellen in die Intersegmentalhaut.

— Palisadenzellen

Vorn auf der Fläche des 5., 6. und 7. Sternits findet sich paarig eine Schicht niedriger Palisadenzellen.

Nur um das Stigma des 7. Tergits herum ist eine ebenfalls niedrige Palisadenzellschicht zu erkennen.

Bemerkenswert ist das organartige Palisadenzellvorkommen, das wie bei *Andrena* hinter dem Stigma des 3. Tergits liegt.

— Drüsen am Stachelapparat

Die oblonge Platte ist in der Region des Stachelrinnenkolbens mit einer hohen Palisadenzellschicht ausgekleidet, ebenso die quadratische Platte und die Stigmenplatte mediad vom Stigma.

Die Koschevnikowsche Drüse ist durch einige Ampullenzellen angedeutet. Die Intersegmentalhaut bildet hier auch die von anderen Apiden bekannte Aussackung an der Außenseite der quadratischen Platte, an der aber nur wenige Ampullenzellen wahrnehmbar sind.

Ventral vom Stachelapparat, etwa in der Querschnittsregion des 6. Segments, befinden sich starke paarige Ampullenzellbündel, die in die den Stachel umgebenden Häute münden. Das Sekret dieser Drüsen gelangt so an den gleichen Wirkungsort wie das der Koschevnikowschen Drüse.

Gattung Colletes

Colletes ♀♀

Jacobs (1925) fand auf allen Tergiten einige Ampullenzellen. Er sah auch an den Ecken des 3. bis 7. Sternits Drüsenbündel. Semichon (1905) beschreibt 4 Paar Drüsenbündel an den Ecken des 3., 4., 5. und 6. Sternits. Er zählt offensichtlich die Abdominalsegmente nach einem anderen Prinzip, er nennt nämlich als Ort der *Andrena*-Drüsen auch das 3., 4. und 5. Sternit.

Von mir wurden die ♀♀ von *Colletes cunicularis* und *Colletes daviesanus* untersucht (Abb. 8).

— Sterniteckendrüsen

Am 4., 5., 6. und 7. Sternitzapfen befinden sich paarig riesige Drüsenbündel (Abb. 3). Hier münden Ampullenzellen dicht beieinander durch ein großes Porenfeld in der Intersegmentalhaut nach außen. Das Porenfeld liegt ventral unter der Sternitecke. An den Schläuchen der Ampullenzellen fallen wieder die „Geleitzellen" auf. Die Intersegmentalhaut bildet hier im Gegensatz zu der Drüse bei *Andrena* kein Reservoir. Allerdings war in mehreren Schnitten zwischen dem Sternit und der ihm anliegenden Intersegmentalhaut ein körnig wirkendes Sekret zu sehen. Hier liegt keine Speicherung vor, sondern das Sekret wurde sicher durch die histologische Vorbehandlung aus den Zellen gepreßt.

— Ampullenzellen

„Latero-intersegmentale" Drüsen münden auch hier in die Flankenhäute des 5. und 7. Sternits am caudalen Ende ein. Am 6. Sternit ziehen sich die Drüsenmündungen am Seitenrand des Sternits hin.

Vor dem Vorderrand des 7. Sternits mündet eine große Anzahl Ampullenzellen in die Intersegmentalhaut.

Einige Ampullenzellen liegen dorsal über den Ecken des 4., 5., 6. und 7. Tergits in ähnlicher Anordnung wie an den Sternitecken. Sie münden in die Intersegmentalhaut zwischen den Tergiten. Auf der Fläche des 3. Tergits münden lateral und mediad vom Stigma Ampullenzellen durch die Kutikula. Am 4., 5., 6. und 7. Tergit münden am Vorderrand Ampullenzellen in die Intersegmentalhaut. Am 6. Tergit verbindet sich dieses Ampullenzellvorkommen mit den oben geschilderten Tergiteckendrüsen.

— Palisadenzellen

Auf der hinteren Fläche des 3., 4. und 5. Sternits befinden sich paarig niedrige Palisadenzellschichten.

Die Tergitflächen sind frei von solchen Palisadenzellen. Auch hier befindet sich aber auf dem 3. Tergit hinter dem Stigma

Abb. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das Abdomen von *Colletes* Latr. ♀♀ (Schema).

das organhafte Palisadenzellvorkommen, das auch bei *Andrena* und *Prosopis* gefunden wurde.

— Drüsen am Stachelapparat

Die paarige Stachelscheide ist wie bei *Andrena* mit einer dicken Palisadenzellschicht ausgekleidet. Die quadratische und die Stigmenplatte weisen bei *Colletes cunicularius* keine Drüsenauskleidung auf, bei *Colletes daviesanus* dagegen konnte an der Innenseite der beiden Platten eine niedrige Palisadenzellschicht festgestellt werden.

Die Koschevnikowsche Drüse setzt sehr weit vorn an. Die Intersegmentalhaut, die der quadratischen Platte außen anliegt, ist etwas ausgeweitet. Einige Ampullenzellen münden auch in die Intersegmentalhaut zwischen der Stigmenplatte und dem 7. Tergit. Sie ergießen damit ihr Sekret in den gleichen Hohlraum wie die Koschevnikowsche Drüse.

Colletes ♂♂

Untersucht wurden die ♂♂ von *Colletes cunicularius* lebendfrisch und im Schnitt (Abb. 9).

— Sterniteckendrüsen

An den Ecken des 4., 5. und 6. Sternits befinden sich Ampullenzellen in geringer Anzahl. Sie liegen an den gleichen Stellen wie die Sterniteckendrüsen der ♀♀.

— Ampullenzellen

„Latero-intersegmentale" Drüsen sind hier nur an den Seitenrändern des 6. und 7. Sternits zu finden.

Auf der Fläche des 6. und 7. Tergits befinden sich paarig Ampullenzellbündel mediad vom Stigma. Auf dem 3. Tergit kann man hinter dem Stigma ein kleines Drüsenbündel erkennen, das sich über einer darunterliegenden Palisadenzellschicht ausbreitet. Am Vorderrand des 4., 5. und 6. Tergits befinden sich Ampullenzellen, die in die Intersegmentalhaut münden.

— Palisadenzellen

Die hinteren Flächen der Sternite 3, 4, 5 und 6 tragen dünne Palisadenzellschichten.

Auf den Tergiten 3, 4 und 5 finden sich hinter den Stigmen ebenfalls dünne Palisadenzellschichten. Wie oben gesagt befinden sich über den Palisadenzellen des 3. Tergits Ampullenzellen.

Gattung Panurgus

Jacobs (1925) fand auf den Sterniten von *Panurgus calcaratus keine* Drüsen. Nach seinen Angaben münden auf den Tergiten 2 bis 5 überall verstreut Ampullenzellen.

Von mir konnten nur 3 ♀♀ von *Panurgus calcaratus* gefangen und untersucht werden (Abb. 10). Bei allen drei Tieren stimmten aber die Befunde überein. Demnach muß Jacobs wesentliche Drüsenvorkommen an den Sternitecken übersehen haben. Man kann sich das nur so erklären, daß Jacobs, wie er selbst angibt, gerade bei dieser Gattung nur trockenes Sammlungsmaterial untersuchen konnte, das er in verdünnter KOH aufkochte. An so behandelten Tieren konnte ich keine Drüsen entdecken. Die auf den Flächen der Tergite mündenden Drüsen erkennt man dagegen leicht an den durch die Kutikula führenden Poren.

— Sterniteckendrüsen

An den Ecken des 6. und 7. Sternits befinden sich riesige paarige Drüsenkomplexe, die im Bau den Sterniteckendrüsen von *Andrena* ähnlich sind. Die Drüse an der Ecke des 7. Sternits erstreckt sich nach vorn noch über die des 6. Sternits hinaus, so daß im Querschnitt beide Drüsenanschnitte nebeneinander erscheinen. Die Drüse des 6. Sternits ist etwas weniger ausgedehnt. Bei beiden Drüsen stülpt sich die Intersegmentalhaut zu einem Reservoir ein. Dabei entsteht am 7. Sternit eine schalenförmige Einsenkung, in der sich das Sekret sammelt und die von der darüberliegenden Sternitecke abgeschlossen wird. Um diese Einwölbung der Intersegmentalhaut liegen dicht die Ampullenzellen. Bei der Drüse des 6. Sternits scheint schon mehr der Typ der *Andrena*-Drüse getroffen zu sein. Hier wird von den Ampullenzellen ein säckchenförmiges Reservoir umschlossen. Über die Mündung der Ampullenzellkanäle können keine Angaben gemacht werden, da sie nicht gesehen wurden. Sekret befand sich in dem Reservoir jeder Drüse.

— Ampullenzellen

Die Drüsenvorkommen auf den Flächen des 2. Segments konnten nicht festgestellt werden, da beim Schneiden das 2. Segment bei allen Tieren verlorenging.

Am 3., 4. und 5. Sternit befinden sich, seitlich in die Flankenhäute mündend, die „latero-intersegmentalen" Drüsen. Am 3. und 4. Sternit ist dieses Drüsenvorkommen sehr ausgeprägt, am 5. Sternit ziehen sich die Ampullenzellen am gesamten Seitenrand des Sternits hin.

Auf der hinteren Fläche des 5. Sternits finden sich zerstreut einige Ampullenzellen, ebenso am Vorderrand desselben Segments.

Auf der Fläche des 4. und 5. Tergits liegen hinter dem Stigma große paarige Drüsenkomplexe. Auf der Fläche des 3., 6. und 7. Tergits konnten keine Drüsenvorkommen gefunden werden. Am Vorderrand des 4. Tergits befinden sich einige Ampullenzellen.

— Palisadenzellen

Bemerkenswert ist das Vorkommen des palisadenzellartigen Gebildes hinter dem Stigma des 3. Tergits. Dieses Drüsengebilde befindet sich bei den 4 Apiden-Gattungen *Andrena*, *Prosopis*, *Colletes* und *Panurgus* an der gleichen Stelle.

Auf keinem der übrigen Segmente befinden sich Palisadenzellen.

— Drüsen am Stachelapparat

An der zwischen der dorsalen und der ventralen Kante der paarigen Stachelscheide gespannten Membran befindet sich hier wie bei *Andrena* eine dicke Palisadenzellschicht.

Die Koschevnikowsche Drüse ist ähnlich ausgebildet wie die Drüse des folgenden Sternits. Hier fehlt aber der Sekretraum. Die Intersegmentalhaut an der Außenfläche der quadratischen Platte ist auch hier etwas kanalförmig ausgezogen. In der Drüse selbst scheint die Intersegmentalhaut auch noch Einsenkungen zu bilden.

Gattung Halictus

Jacobs (1925) untersuchte *Halictus calceatus* ♀♀. Er konnte nur auf dem behaarten Teil des 5. und 6. Sternits und des 4. bis 7. Tergits diffus verteilte Ampullenzellen sehen.

Von mir wurden die ♀♀ von *Halictus eurygnathus*, *Halictus maculatus* und einer Art, die nicht näher bestimmt werden konnte, untersucht. Es konnte festgestellt werden, daß Jacobs ein wesentliches Drüsenvorkommen an der Ecke des 6. Sternits übersehen haben muß (Abb. 11).

— Sterniteckendrüsen

Halictus besitzt an der Ecke des 6. Sternits ein ausgedehntes Bündel Ampullenzellen. Diese Sternitecke läuft lateral in einen Dorn aus. Das Mündungsfeld der Ampullenzellen erstreckt sich von der Gabelung der Sternitecke in Dorn und eigentliche Sternitecke bis zum 5. Sternit, d. h. das Mündungsfeld nimmt den gesamten Raum zwischen der Ecke des 6. Sternits und dem hinteren Rand des 5. Sternits ein.

Die riesige Ausdehnung der Drüse kommt auch darin zum Ausdruck, daß bei einer Länge der Drüse von etwa 0,7 mm in jedem Schnitt von 10 μ Dicke etwa 50—60 Zellen angeschnitten sind.

— Ampullenzellen

Nur auf dem 3. Sternit münden seitlich einige Ampullenzellen durch die Kutikula nach außen.

Die Tergite sind etwas reicher mit Ampullenzellen versehen. Auf der Fläche des 3. Tergits befinden sich mediad hinter dem Stigma paarig ausgedehnte Ampullenzellvorkommen. Auf dem 4. und 5. Tergit münden vor und hinter dem Stigma einige Ampullenzellen. Die Ampullenzellen hinter dem Stigma liegen über einer dünnen Schicht Palisadenzellen.

— Palisadenzellen

Außer den oben erwähnten dünnen Palisadenzellschichten hinter dem Stigma des 4. und 5. Tergits wurden keine Palisadenzellen gefunden.

— Drüsen am Stachelapparat

Die oblonge und die quadratische Platte sind innen mit einer niedrigen Palisadenzellschicht ausgekleidet. An der der quadratischen Platte außen anliegenden Intersegmentalhaut mündet deutlich die Koschevnikowsche Drüse mit wenigen Ampullenzellen.

Gattung Anthophora

Anthophora ♀♀

Jacobs (1925) stellte bei *Anthophora parietina* an den Vorderrandzapfen des 5., 6. und 7. Sternits Drüsenbündel fest. Außerdem sah er, daß auf den Flächen des 4., 5. und 6. Sternits zerstreut einige Ampullenzellen auf dem behaarten Teil nach außen münden. In der Nähe der Stigmen aller Tergite fand Jacobs Mündungen der Ampullenzellen.

Von mir wurden die ♀♀ von *Anthophora acervorum*, *Anthophora furcata* und *Anthophora vulpina* (Abb. 12) untersucht.

— Sterniteckendrüsen

Am 5., 6. und 7. Sternit befinden sich an den Ecken große Ampullenzellvorkommen, deren Kanäle in die Intersegmentalhaut münden. Eine Reservoirbildung ist nicht erkennbar. Die Drüsen ähneln in ihrem ganzen Aufbau den Sterniteckendrüsen bei *Colletes*.

— Ampullenzellen

Ampullenzellen münden nur am Vorderrand des 3. und 5. Sternits durch die Kutikula nach außen.

Auf dem 2. Segment konnten keine Drüsenzellen gesehen werden. Auf allen übrigen Tergiten befinden sich hinter dem Stigma, auf dem 7. Tergit auch vor ihm, Ampullenzellbündel. Auf Tergit 3, 4 und 5 münden die Ampullenzellen durch die darunterliegenden Palisadenzellen in die Kutikula. Ampullenzellen münden auch am Vorderrand des 3., 4., 5. und 6. Tergits direkt durch die Kutikula.

Auf dem 4., 5. und 6. Tergit befindet sich außerdem eine Reihe von Ampullenzellen hinter der Tergitecke. Es entsteht der Eindruck, daß auf den vorderen Segmenten die Ampullenzellen zahlreicher sind als auf den hinteren.

— Palisadenzellen

Auf den Tergiten befinden sich dünne Schichten von Palisadenzellen hinter dem Stigma des 3. und 4. Tergits und vor dem Stigma des 5. Tergits. Diese Palisadenzellen sind von Ampullenzellen überlagert.

— Drüsen am Stachelapparat

Die paarigen Stachelscheiden sind wie bei *Andrena* mit Palisadenzellen ausgekleidet. An der außen von dorsal kommenden, ventral um den Stachel führenden Intersegmentalhaut der quadratischen Platte mündet sehr weit seitlich und ventral die Koschevnikowsche Drüse. Die Zellen dieser Drüse sind größer als die der Sterniteckendrüsen. Ein Sekretraum wird dadurch gebildet, daß die Intersegmentalhaut sich etwas von der quadratischen Platte abhebt. In den Schnitten ist das Sekret häufig erkennbar. Es macht den gleichen Eindruck wie das Sekret der *Andrena*-Drüse.

Ventral vom Stachel münden auch einige Ampullenzellen in die Intersegmentalhaut, die von einer Seite der oblongen Platte zur anderen Seite um den Stachel führt. Sie ergießen ihr Sekret in den gleichen Hohlraum wie die Koschevnikowsche Drüse.

Anthophora ♂♂

Bei den ♂♂ von *Anthophora parietina* beschreibt Jacobs (1925) nur auf dem letzten Tergit einige Ampullenzellen seitlich vom Stigma.

Von mir wurden die ♂♂ von *Anthophora acervorum* nur lebendfrisch untersucht (Abb. 13).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Auf dem Vorderrand des 3., 5., 6. und 7. Sternits münden große paarige Ampullenzellbündel. Auf dem hinteren Teil des 4. Sternits befindet sich ein unpaares Ampullenzellbündel.

Auf allen Tergiten liegen große paarige Bündel von Ampullenzellen hinter den Stigmen. Auf dem 4. Tergit münden auch hinter der Tergitecke Ampullenzellen durch die Kutikula.

— Palisadenzellen

Da die Palisadenzellen nur im Schnitt einwandfrei erkennbar sind, *Anthophora* ♂♂ aber nicht geschnitten wurden, können keine Angaben über das Vorkommen von Palisadenzellen gemacht werden.

Gattung Eucera

Von *Eucera longicornis* konnten nur 4 ♀♀ gefangen und untersucht werden (Abb. 14). Leider sind beim Schneiden stets die ersten beiden Segmente verlorengegangen. Die Nachuntersuchung an einem trockenen Sammlungsexemplar wurde versucht, es muß jedoch offen bleiben, ob das, was gesehen wurde, dem vollen Sachverhalt entspricht.

— Sterniteckendrüsen

Wie bei *Halictus* ♀♀ befindet sich hier an der Ecke des 6. Sternits ein Ampullenzellbündel. Das Mündungsfeld liegt ziemlich ausgedehnt ventral unter der Sternitecke.

— Ampullenzellen

Am Seitenrand des 4. und 5. Sternits münden einige „laterointersegmentale" Drüsen in die Flankenhäute.

Die Flächen der Sternite zeigen keine Ampullenzellen.

Auf den Flächen des 3., 4., 5. und 6. Tergits befinden sich vor dem Stigma ausgedehnte Ampullenzellvorkommen. Außerdem münden über die gesamte Fläche der Tergite verstreut Ampullenzellen durch hohe Palisadenzellschichten nach außen.

— Palisadenzellen

Auf allen Tergiten befinden sich hinter dem Stigma hohe Palisadenzellschichten, die sich über die gesamte Fläche der Tergite erstrecken. Auffallend ist diese Erscheinung dadurch, daß die Palisadenzellen von Ampullenzellen überlagert werden, die mit ihren Kanälen durch die Palisadenzellen führen. Dieser eigenartige Bau solcher komplexen Drüsen wird uns bei den Drüsenvorkommen der Bauchsammler (S. 185) noch einmal beschäftigen.

— Drüsen am Stachelapparat

Die Stachelscheiden sind mit einem sehr dünnen Palisadenzellbelag ausgekleidet. Die Intersegmentalhaut an der Außenseite der quadratischen Platte ist etwas ausgedehnt, aber nicht schlauchförmig ausgezogen. Die Koschevnikowsche Drüse mündet weit hinten in diese Haut.

Gattung Sphecodes

Jacobs (1925) sah bei *Sphecodes gibbus* hinter dem Vorderrandzapfen des 4., 5., 6. und 7. Sternits Ampullenzellen mit sehr langen Ausführkanälen. Auf allen Tergiten fand er ebenfalls verstreut Ampullenzellen mit einer Häufung auf dem vorderen Teil.

Untersucht wurden von mir die ♀♀ von *Sphecodes fuscipennis*, *Sphecodes rubicundus* und einer Art, die nicht näher bestimmt werden konnte (Abb. 15).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Hinter den Ecken des 3., 4., 6. und 7. Sternits finden sich Ampullenzellen, die durch lange Kanäle nach außen münden. Aus den Schnitten ist nicht ersichtlich, ob die Schläuche durch die Kutikula des Sternits oder in die Intersegmentalhaut münden. Das Sekret gelangt auf jeden Fall an die gleiche Wirkungsstätte wie das der Sterniteckendrüsen.

Auf dem 2. und 3. Tergit sind auf dem caudalen Teil Ampullenzellen verteilt. Auf dem 3., 4., 5., 6. und 7. Tergit befinden sich um das Stigma herum Ampullenzellbündel.

— Palisadenzellen

Auf den Tergiten 3, 4 und 5 befinden sich hinter dem Stigma dichte Schichten von Palisadenzellen. Hier liegen Ampullenzellen und Palisadenzellen nebeneinander.

— Drüsen am Stachelapparat

Die oblonge und die quadratische Platte sind innen mit einer Palisadenzellschicht bekleidet. Die Ampullenzellen der Koschevnikowsche Drüse münden durch lange Kanäle in die etwas ausgewölbte Intersegmentalhaut der quadratischen Platte. Es wird ein Reservoir gebildet. Die Drüse hat große Ähnlichkeit mit den Sterniteckendrüsen der *Colletes* ♀♀.

Gattung Nomada

Nomada ♀♀

Jacobs (1925) fand bei *Nomada lathburiana* an den Vorderrandzapfen des 5. und 6. Sternits einige Ampullenzellen und außerdem eine diffuse Verteilung von Ampullenzellen auf den Tergiten 4 bis 6.

Von mir wurden die ♀♀ von *Nomada goodeniana, Nomada marshamella* und einer Art, die nicht näher bestimmt werden konnte, untersucht (Abb. 16).

— Sterniteckendrüsen

An den Ecken des 4., 5., 6. und 7. Sternits befinden sich Ampullenzellen, die offensichtlich in die Intersegmentalhaut münden. Die Ampullenzellen an der 4. und 5. Sternitecke sind nur von geringer Anzahl. Sie liegen direkt unter der Sternitecke. Die Drüsenzellen am 6. Sternit ziehen sich auch seitlich der Sternitkante hin. Das Drüsenbündel am 7. Sternit ist ebenfalls als Sterniteckendrüse zu bezeichnen, auch wenn es etwas seitlich verschoben liegt.

— Ampullenzellen

Die „latero-intersegmentalen" Drüsen sind an den Rändern des 3., 4., 5. und 6. Sternits vorhanden. Auf den Flächen der Segmente befinden sich keine Ampullenzellen.

— Palisadenzellen

Auf den Flächen der Sternite konnten keine Palisadenzellen gesehen werden. Auf den Flächen des 3., 4., 5., 6. und 7. Tergits befinden sich an den hinteren Rändern hohe Palisadenzellschichten.

— Drüsen am Stachelapparat

Die oblonge Platte ist mit einer dünnen Palisadenzellschicht ausgekleidet. Die Koschevnikowsche Drüse scheint nicht vorhanden zu sein. Es münden aber einige Ampullenzellen zwischen der oblongen und der quadratischen Platte in die Intersegmentalhaut. Weiter vorn münden dorsal in die zwischen den beiden Kanten der oblongen Platten ausgespannte Intersegmentalhaut noch einmal Ampullenzellen. Ihr Sekret gelangt auch in den den Stachel umgebenden Hohlraum.

Nomada ♂♂

Es konnten die ♂♂ von *Nomada flavopicta* und *Nomada marshamella* untersucht werden (Abb. 17).

— Sterniteckendrüsen

Es sind keine Sterniteckendrüsen vorhanden.

— Ampullenzellen

An den Seiten des 3., 4., 5. und 6. Sternits sind die „latero-intersegmentalen" Drüsen vorhanden.

— Palisadenzellen

Palisadenzellvorkommen konnten nicht festgestellt werden, da diese Tiere nur lebendfrisch untersucht wurden.

Gattung Crocisa

Es konnte nur ein ♀ der Art *Crocisa scutellaris* gefangen und untersucht werden. Leider sind die Schnitte mißglückt, so daß nur wenig sicheres gesagt werden kann.

— Sterniteckendrüsen

Es sind wahrscheinlich keine Sterniteckendrüsen vorhanden.

— Ampullenzellen

Über das Vorhandensein von Ampullenzellen können keine Angaben gemacht werden.

— Palisadenzellen

An der Intersegmentalhaut des 7. Segments befinden sich dünne Palisadenzellschichten. Über das Vorkommen von Palisadenzellen auf den anderen Segmenten sind keine Angaben möglich.

— Drüsen am Stachelapparat

Am Stachelapparat ist nur eine dicke Schicht von Palisadenzellen an der Stachelscheide erkennbar, die wie bei *Andrena* gebaut ist. Die Andeutung einer Koschevnikowschen Drüse ist in der Gestalt einiger Ampullenzellen an der Intersegmentalhaut an der Außenfläche der quadratischen Platte vorhanden.

Gattung Melecta

Von mir konnten die ♀♀ von *Melecta armata* lebendfrisch untersucht werden (Abb. 18).

— Sterniteckendrüsen

Es sind keine Sterniteckendrüsen vorhanden.

— Ampullenzellen

An den Seitenrändern des 3., 4. und 5. Sternits befinden sich „latero-intersegmentale" Drüsen. Hinter dem Stigma des 3. und 4. Tergits münden paarige Drüsenbündel in geringer Ausdehnung. Auf dem 5. Tergit ist ein kleiner paariger Ampullenzellkomplex auf dem caudalen Teil zu erkennen.

— Palisadenzellen

Bei der Untersuchung lebendfrischer Tiere sind Palisadenzellschichten nicht zu erkennen.

— Drüsen am Stachelapparat

Am Stachelapparat des präparierten Tieres waren an der Intersegmentalhaut zwischen Stigmenplatte und der quadratischen Platte Ampullenzellen erkennbar, die vermutlich der Koschevnikowschen Drüse entsprechen.

Bauchsammler

Gattung Eriades

Eriades ♀♀

Jacobs (1925) konnte bei *Eriades truncorum* keine Drüsenvorkommen im Abdomen feststellen.

Von mir wurden die ♀♀ von *Eriades maxillosus, Eriades nigricornis* und *Eriades truncorum* untersucht (Abb. 19).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Nur hinter der Ecke des 7. Sternits befinden sich einige Ampullenzellen, die in Zusammenhang mit Palisadenzellen stehen.

— Palisadenzellen

Palisadenzellen sind in einer sehr hohen Schicht unter der Ecke des 7. Sternits erkennbar. Sie werden von einigen Ampullenzellen überlagert.

— Drüsen am Stachelapparat

Die quadratische Platte ist innen mit einer niedrigen Palisadenzellschicht ausgekleidet. An der Außenfläche der quadratischen Platte ist deutlich eine schlauchförmige Erweiterung der Intersegmentalhaut vorhanden. Man kann von dem Vorhandensein einer Koschevnikowschen Drüse hier nicht sprechen.

Eriades ♂♂

Die ♂♂ von *Eriades nigricornis* besitzen keine Ampullenzellvorkommen. Da eine sichere Auskunft über das Vorhandensein von Palisadenzellen nur durch Betrachtung von Schnittserien gegeben werden kann, diese Tiere aber nur lebendfrisch untersucht werden konnten, können keine Angaben über Palisadenzellvorkommen gemacht werden.

Gattung Osmia

Heselhaus (1922) sah bei beiden Geschlechtern an den Sternitecken „Wachszellen", über denen sich einige „Intrazellen" erheben. Er bezeichnet das Drüsenvorkommen am 7. Sternit als das größte. Jacobs (1925) untersuchte *Osmia adunca*. Er stellte auf den Flächen des 4. bis 7. Sternits vorn Drüsenmündungen fest. Auf den Flächen der Tergite 4, 5 und 6 liegen nach Jacobs' Ansicht auch diffus verteilte Drüsenzellen.

Von mir wurden die ♀♀ von *Osmia rufa*, *Osmia villosa* und einer Art, die nicht näher bestimmt werden konnte, untersucht (Abb. 20).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Nur auf dem 7. Sternit sind einige diffus verteilte Ampullenzellen zu erkennen.

Auf den Tergiten 3, 4, 5 und 6 befinden sich hinter dem Stigma diffus verteilte Ampullenzellen, die hier auch wie auf dem 7. Sternit Palisadenzellen aufliegen.

— Palisadenzellen

Vorn auf der Fläche des 7. Sternits befinden sich Palisadenzellen, die kurz hinter der Sternitecke von Ampullenzellen überschichtet werden.

Auf allen Tergiten, ausgenommen Tergit 2, finden sich hinter dem Stigma ausgedehnte Palisadenzellschichten, die von Ampullenzellen überschichtet werden. Wir finden hier das Prinzip der Drüsenausstattung der Tergite von *Eucera* wieder.

— Drüsen am Stachelapparat

Die ♀♀ von *Osmia* besitzen eine ausgeprägte Koschevnikowsche Drüse. Sie mündet in Höhe des Stachelrinnenkolbens in die Intersegmentalhaut an der quadratischen Platte. Die Ampullenzellen sind zur Stachelspitze hin so zahlreich, daß sich die Drüsenzellen zwischen die Platten des Stachelapparates schieben. Es erscheinen so im Schnitt Ampullenzellen zwischen der quadratischen und der oblongen Platte und sogar an der Außenfläche der Stigmenplatte. Das Sekret aller Ampullenzellen gelangt an die gleiche Wirkungsstätte wie bei allen anderen Apiden auch.

Gattung Megachile

Megachile ♀♀

Jacobs (1925) konnte bei *Megachile maritima* keine Drüsen finden.

Von mir wurden die ♀♀ von *Megachile ericetorum*, *Megachile lagopoda* und *Megachile maritima* untersucht (Abb. 21).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Auf der Fläche des 7. Sternits sind Ampullenzellen verstreut. Das 2. Tergit ist hinter dem Stigma mit großen paarigen Drüsenbündeln versehen.

— Palisadenzellen

Die vordere Hälfte des 7. Sternits ist dicht mit Palisadenzellen bedeckt, die nur median wenig freien Raum lassen. Alle Palisadenzellen sind hier von Ampullenzellen überlagert, deren Kanäle durch die Palisadenzellen führen.

— Drüsen am Stachelapparat

Die quadratische Platte ist innen mit einer dünnen Palisadenzellschicht ausgekleidet.

Megachile ♀♀ besitzen eine ausgeprägte Koschevnikowsche Drüse. Sie liegt an einer schlauchförmigen Ausbuchtung der an der Außenfläche der quadratischen Platte entlangführenden Intersegmentalhaut.

Megachile ♂♂

Wie die ♀♀ besitzen auch die ♂♂ von *Megachile* auffallend wenig abdominale Hautdrüsen (Abb. 22).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Auf der Fläche des 6. Sternits befindet sich paarig eine Reihe von Ampullenzellen. Auf dem 3. Tergit liegen paarig Ampullenzellbündel hinter den Stigmen.

— Palisadenzellen

Die ♂♂ wurden nur lebendfrisch untersucht. Es können daher keine Angaben über die Palisadenzellvorkommen gemacht werden.

Gattung Anthidium

Anthidium ♀♀

Jacobs (1925) hat bei seinen Untersuchungen an *Anthidium manicatum* nur den großen Drüsenkomplex am 7. Sternit gesehen. Er verweist in seiner Arbeit auf Heselhaus (1922), der eine genaue Beschreibung des Organs gibt.

Dieser Drüsenkomplex am 7. Sternit der ♀♀ von *Anthidium manicatum* konnte von mir am lebendfrischen Tier und in Schnittserien näher untersucht werden. Weiterhin konnte auch festgestellt werden, daß außerdem noch weitere Drüsenkomplexe auf den Tergiten und Sterniten vorkommen. Am lebendfrischen Tier lassen sich wegen der Dicke der Kutikula diese Drüsen nicht untersuchen (Abb. 23).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Auf der Fläche des 4. Sternits liegen hinten einige verstreute Ampullenzellen über Palisadenzellen. Außerdem bilden Ampullenzellen einen wesentlichen Bestandteil der später (s. unten) zu beschreibenden Drüsen am 7. Sternit.

— Palisadenzellen

Außer auf dem 2. Segment befinden sich auf den Flächen aller Segmente Palisadenzellen. Auf Sternit 7 findet sich die schon von Heselhaus (1922) beschriebene Drüse, die sich aus Palisadenzellen und Ampullenzellen zusammensetzt.

Dieses Organ besteht aus mehreren Schichten. Eine Schicht Ampullenzellen ist einer dicken Palisadenzellschicht aufgelagert. Die Schläuche der Ampullenzellen führen durch die Palisadenzellschicht hindurch zur Kutikula. Die Vorderecken des 7. Sternits sind ungewöhnlich lang ausgezogen. Sie überragen noch den Vorderrand

des 6. bzw. erreichen die Mitte des 5. Sternits. Heselhaus (1922) nimmt an, daß der Drüsenschlauch von der Intersegmentalhaut gebildet wird. Ich konnte jedoch feststellen, daß es sich bei der inneren Schicht um das 7. Sternit handelt (Abb. 4).

Die Intersegmentalhaut bildet das Reservoir, indem sie sich in einem weiten Spalt unter der Ecke des 7. Sternits öffnet und mit der Kutikula zusammen eine Drüsentasche bildet.

Die Kutikula des 7. Sternits hat nicht nur eine Ausdehnung, sondern auch eine Umgestaltung erfahren. Sie bildet viele dicht nebeneinander liegende Taschen. Diese Taschen öffnen sich nach hinten. Auf der Fläche des 7. Sternits finden sich solche tiefen, einfach gerandeten Kutikulataschen. In Richtung von hinten nach vorn werden die Taschen kleiner, die Taschenränder sind zu Zacken ausgezogen. An der Spitze der Drüse schließlich sind keine Einsenkungen mehr vorhanden. Hier finden sich nur die üblichen kutikularen Falten, die mit Spinulae dicht besetzt sind.

Die Sekretkanäle der Ampullenzellen münden stets in die kutikularen Aufwölbungen zwischen den einzelnen Taschen. Auch an der Drüsenspitze münden Schläuche, und zwar in Reihen nebeneinander. Die Mündungen der Palisadenzellen konnten nicht gesehen werden. Heselhaus (1922) nimmt an, daß die Ampullenzellen auf den Aufwölbungen, die Palisadenzellen aber in den Taschen münden.

Aus der merkwürdigen Umgestaltung der Kutikula ergibt sich eine ungewöhnliche Gestalt des Sekrets. Neben einer körnigen Grundmasse sind geformte, pfeilförmige Einzelelemente vorhanden, deren Entstehung folgendermaßen erklärbar ist: Das aus den Ampullenzellen kommende Sekret ergießt sich über die Aufwölbungen in die Taschen. Entweder werden nun die Taschen langsam angefüllt, und die Sekretelemente sind ein Abdruck der Taschen. Dagegen spricht der zentrale Hohlraum, der sich in jedem der Sekretpfeile befindet. Oder — und das scheint mir eher möglich — das Sekret ergießt sich über die Aufwölbungen und erstarrt dabei. Das immer nachströmende Sekret legt sich dann so darüber, daß langsam wachsend sich das Sekretgebilde in den Drüsenhohlraum vorschiebt. In der Mitte des wachsenden Gebildes bleibt nur der Raum offen, in den an der Basis der Ampullenzellkanal mündet. Die körnige Grundmasse des Sekrets könnte von den Palisadenzellen erzeugt werden. Durch die unterschiedliche Größe der Einsenkun-

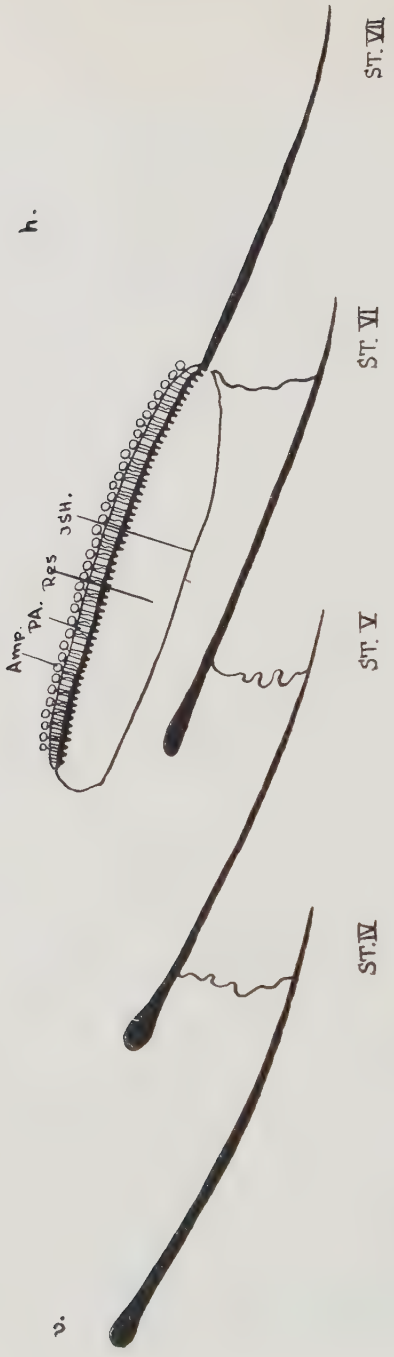


Abb. 4. Sagittaler Längsschnitt durch das Abdomen von *Anthidium* F. ♀♀ (Schema).

gen und der Aufwölbungen ist die Verschiedenheit der geformten Sekretelemente leicht erklärbar.

Bei lebendfrischen Tieren erscheint der Drüsenkomplex rosa gefärbt. Die merkwürdigen Drüsenelemente sind in dem Reservoir wie zu einer Puderquaste kreuz und quer zusammengesteckt. Und dieses Gebilde ist rosa.

— Drüsen am Stachelapparat

Die oblonge Platte ist innen mit einer dicken Palisadenzellschicht ausgekleidet.

Die Koschevnikowsche Drüse mündet in die Intersegmentalhaut an der quadratischen Platte. Über dem Stachel münden hier auch wie bei *Andrena* einige Ampullenzellen in den Stachelrinnenwulst. Die Zellen ergießen ihr Sekret in den gleichen Hohlraum wie die Koschevnikowsche Drüse.

Anthidium ♂♂

Die ♂♂ von *Anthidium manicatum* wurden nur lebendfrisch untersucht. Infolge der Dicke und der Lichtundurchlässigkeit der Kutikula waren allerdings die Drüsenvorkommen auf den Flächen der Segmente nicht erkennbar. Es konnte gesehen werden, daß die Tiere weder Sterniteckendrüsen noch die Drüsen auf dem 7. Sternit, die für die ♀♀ charakteristisch sind, besitzen.

Gattung Coelioxys

Jacobs (1925) konnte bei *Coelioxys conoidea* ♀♀ keine Drüsen erkennen.

Von mir wurde ein Exemplar von *Coelioxys aurolimbata* gefangen und geschnitten. Ob daher mit diesen Angaben der volle Sachverhalt erfaßt ist, ist fraglich (Abb. 24).

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Nur auf dem 7. Sternit finden sich auf der vorderen Fläche einige Ampullenzellen, die über einer Palisadenzellschicht liegen.

— Palisadenzellen

Die Intersegmentalhaut ist hier ebenfalls wie bei *Crocisa* mit einer dünnen Palisadenzellschicht bedeckt. Vorn auf der Fläche des 7. Sternits befindet sich außerdem unter einer Lage Ampullenzellen die schon oben erwähnte Palisadenzellschicht.

— Drüsen am Stachelapparat

Die Stachelscheide ist mit Palisadenzellen ausgekleidet. Die Koschevnikowsche Drüse mündet in einer Aussackung der Intersegmentalhaut, die Stigmenplatte und quadratische Platte verbindet.

Soziale Beinsammler

Gattung Bombus

Jacobs (1925) hat mehrere *Bombus*-Arten untersucht und unterschiedliche Ampullenzellvorkommen bei den einzelnen Arten festgestellt.

Ich selbst konnte auch mehrere *Bombus*-Arten untersuchen. Es kommt hier nur auf Hinweise an, die mit dem Thema der Arbeit eng verknüpft sind.

— Sterniteckendrüsen

Die von mir untersuchten Hummelarten besitzen weder die Sterniteckendrüsen der solitären Beinsammler noch die Drüsen am 7. Sternit der solitären Bauchsammler.

— Ampullenzellen

Alle *Bombus*-Arten besitzen Ampullenzellen, die diffus über die Flächen aller Segmente verteilt, aber im einzelnen in ihrer Lage und ihrer Häufung bei den verschiedenen Arten unterschiedlich sind.

— Palisadenzellen

Bombus ♀♀ besitzen übereinstimmend in allen Arten auf allen Segmenten Palisadenzellen, deren Funktion als Wachsdrüsen bekannt ist (Dreyling 1906). Die Palisadenzellschichten auf den Sterniten sind wesentlich niedriger als die auf den Tergiten.

— Drüsen am Stachelapparat

Die Stachelscheide ist mit dünnen Palisadenzellschichten innen ausgekleidet. Die Koschevnikowsche Drüse ist hier deutlich vorhanden. Sie wurde von Koschevnikow (1899) selbst auch bei *Bombus* ♀♀ gesehen und beschrieben.

Gattung Apis

Apis ♀♀

Jacobs (1925) hat in seiner Arbeit die abdominalen Drüsen von *Apis* ♀♀, ☿☿ und ♂♂ genau untersucht und beschrieben, so daß hier nur der Vollständigkeit halber auch diese Gattung noch einmal angesehen werden soll. Meine Ergebnisse stimmen vollkommen mit denen von Jacobs überein.

— Sterniteckendrüsen

Sterniteckendrüsen sind nicht vorhanden.

— Ampullenzellen

Die Bienenkönigin hat auf allen Segmenten verstreut Ampullenzellen. Ihr fehlen aber die Ampullenzellkomplexe auf dem 7. Tergit, die das Duftorgan der Bienen-Arbeiterinnen bilden.

— Palisadenzellen

Die Bienenkönigin besitzt keine Palisadenzellschichten.

— Drüsen am Stachelapparat

Die Bienenkönigin besitzt eine Koschevnikowsche Drüse, die von Koschevnikow (1899) untersucht und genau beschrieben wurde. Ihr Bau weicht etwas von den Drüsen des gleichen Namens bei den übrigen Apiden ab. Zwar ist sie auch aus Ampullenzellen aufgebaut, die Zellen liegen aber so dicht beieinander, daß der Eindruck eines Organs entsteht. Die Intersegmentalhaut, die von der quadratischen Platte zur Stigmenplatte führt, ist zu vielen kanalartigen Schläuchen eingebuchtet. Die Drüse besitzt so ein sehr verästeltes Reservoir.

Apis ♀♀

— Sterniteckendrüsen

Auch die Bienen-Arbeiterinnen besitzen keine Sterniteckendrüsen.

— Ampullenzellen

Am Vorderrand des 7. Tergits befindet sich das von Jacobs (1925) beschriebene Duftorgan, das aus Ampullenzellen besteht. Über die Fläche aller Segmente verstreut liegen Ampullenzellen, die mit teilweise sehr langen Ausführkanälen durch die Kutikula nach außen münden.

— Palisadenzellen

Auf den Flächen des 3., 4., 5. und 6. Sternits finden sich bei den Arbeiterinnen die bekannten Wachsplatten, die aus Palisadenzellen bestehen.

— Drüsen am Stachelapparat

Die Koschevnikowsche Drüse ist hier in der gleichen Form ausgebildet wie die der Bienenkönigin.

Apis ♂♂

Apis ♂♂ wurden von mir nicht untersucht. Goetze und Schmidt (1942) haben am 8. Sternit der Drohnen eine Duftschuppe beschrieben. Leider fehlen in der Arbeit Angaben über die Ausstattung der Duftschuppe mit Drüsen. Ruttner (1958) stellte fest, daß es sich bei der von Goetze und Schmidt (1942) beschriebenen Einrichtung nicht um ein Duftorgan, sondern um ein Genitalsinnesorgan handelt. Nähere Ausführungen fehlen auch hier noch.

Gattung Psithyrus

Jacobs (1925) untersuchte *Psithyrus vestalis* ♀♀. Er fand vorn auf der Fläche der Tergite 2 bis 6 und auf den Vorderflächen der Sternite 4 bis 7 einige Ampullenzellen.

Gegen Ende meiner Untersuchungen erhielt ich zwei *Psithyrus rupestris* ♀♀. Diese Tiere wurden nur lebendfrisch auf das Vorhandensein von Sterniteckendrüsen und der Koschevnikowschen Drüse untersucht. Sternitecken waren nicht feststellbar. Die Koschevnikowsche Drüse war dagegen deutlich sichtbar. Viele Ampullenzellen liegen eng an der Intersegmentalhaut zwischen der quadratischen und der Stigmentplatte.

Anhang:

Gattung Vespa

Koschevnikow (1899) weist in seiner Arbeit darauf hin, daß *Vespa crabro* ♀♀ am 5. und 6. Sternit am Vorderrand und am 7. Tergit Ampullenzellen aufweisen. Das Bündel am 6. Sternit soll am ausgedehntesten sein.

Um festzustellen, ob es sich bei den erwähnten Drüsen um echte Sterniteckendrüsen im Sinne der bei den solitären Beinsammlern vorkommenden handelt, untersuchte ich drei Exemplare von *Vespa crabro*. Meine Beobachtungen stimmen mit der Angabe der Segmentzahlen von Koschevnikow nicht überein. Ich konnte am 6. und 7. Sternit und am 7. Tergit Ampullenzellen sehen. Am 6. Sternit und am 7. Tergit münden nur wenige Drüsenzellen an den Vorderrändern durch die Kutikula nach außen. Auffallend ist das Drüsenbündel am 7. Sternit. Diese Drüse liegt paarig neben den Sternitecken. Sie mündet durch ein großes Porenfeld, das von der Intersegmentalhaut gebildet wird, nach außen. Das Sekret gelangt auch hier an die gleiche Wirkungsstätte wie das der *Andrena*-Drüse.

B II 2. Überblick und Diskussion der Untersuchungsergebnisse

Aus der vorstehenden Darstellung geht hervor, daß die solitären Beinsammler, die Bauchsammler und die sozialen Bienen deutliche Unterschiede in der Drüsenausstattung aufweisen. Im Folgenden sollen die Drüsenvorkommen bei den einzelnen Gattungen noch einmal vergleichend betrachtet werden.

Vergleich der Drüsenvorkommen der solitären Beinsammler

Sterniteckendrüsen

Sammelnde ♀♀

Die auffallenden Drüsenvorkommen der solitären Beinsammler sind die Ampullenzellen an den Sternitecken. Die Untersuchun-

gen gingen von der kompliziert gebauten Drüse von *Andrena* aus. Hier ist eine Sterniteckendrüse vorhanden, die schon über eine bloße Ansammlung von Drüsenzellen hinaus Züge eines Organs trägt. Sie ist charakterisiert durch drei Umstände: durch eine bestimmte Lage, durch einen bestimmten Zelltyp und durch die bestimmte Ausbildung der Intersegmentalhaut.

Ein der *Andrena*-Drüse vergleichbares Organ findet sich bei *Panurgus*. Hier sind auch die Drüsen auf bestimmte Weise über das Abdomen verteilt. Die Lokalisation an den Sternitecken ist die gleiche wie bei *Andrena*. Die Elemente, aus denen die Drüse zusammengesetzt ist, sind auch hier Ampullenzellen und die Intersegmentalhaut. Interessant ist, daß die Drüse an der Ecke des 7. Sternits noch nicht den geschlossenen Eindruck macht wie die *Andrena*-Drüse, während die Drüse am 6. Sternit nach dem gleichen Prinzip wie die *Andrena*-Drüse gebaut ist.

Auf Grund der Verteilung über das Abdomen und der Organisation der Drüsen sind als nächstes die Drüsenansammlungen bei *Colletes* zu besprechen. Hier sind 4 Paar Drüsen an den Sternitecken des Abdomens verteilt. Die Form ihrer Verteilung kann als Vorstufe der *Andrena*- und *Panurgus*-Drüsen angesehen werden. Die Drüsen von *Colletes* liegen am 4., 5., 6. und 7. Sternit, so daß die Drüse von *Panurgus* am 7. Sternit nicht einmalig ist. Auch hier sind an dem Gebilde Ampullenzellen und die Intersegmentalhaut beteiligt. Der Eindruck eines Organs wird allerdings nicht erreicht. Die Intersegmentalhaut ist in keiner Weise verändert, ein Reservoir wird nicht gebildet.

Die Sterniteckendrüsen der übrigen Beinsammler entsprechen im Bau den Drüsen von *Colletes*. Auch die Lokalisation an den Sternitecken und der Aufbau der Drüsen aus den einzelnen Drüsenelementen sind gleich. Nur die Verteilung über das Abdomen variiert bei den einzelnen Gattungen.

Prosopis besitzt Ampullenzellansammlungen an den Ecken des 4., 5. und 6. Sternits, also in gleicher Verteilung wie *Andrena*. Die Drüsen erreichen nicht die Ausdehnung wie bei den übrigen Apiden.

Anthophora besitzt Ampullenzellen an der 5., 6. und 7. Sternitecke.

Halictus und Eucera besitzen nur eine sehr ausgedehnte Drüse an der Ecke des 6. Sternits.

Schmarotzerbienen

Unter den solitären Beinsammlern bilden offenbar die Schmarotzerbienen eine Ausnahme in der Verteilung und der Organisation der Sterniteckendrüsen.

Nomada zeigt an den Sternitecken deutlich Ansatzpunkte für das Vorhandensein von Ampullenzelldrüsen. Am 6. Sternit ist diese Drüse ausgeprägter als an den anderen Sterniten. Das ist das Segment, an dem auch bei *Eucera* und *Halictus* das einzige Drüsenvorkommen dieser Art zu finden ist.

Sphecodes besitzt an den Sternitecken des 3., 4., 6. und 7. Sternits deutlich Ampullenzellen mit langen Ausführkanälen. Diese Drüsen können vielleicht auch als Sterniteckendrüsen im Sinne der bei den übrigen Beinsammlern vorkommenden gedeutet werden, obwohl sie in ihrer Lage und ihrem Mündungsfeld grundsätzlich abweichen.

Melecta besitzt keine Ampullenzellen an den Sternitecken.

♂♂

Die ♂♂ der solitären Beinsammler weisen kaum Sterniteckendrüsen auf. Eine Ausnahme bilden hierbei nur die ♂♂ von *Colletes*, die deutlich ventral der Ecken des 4., 5. und 6. Sternits einige Ampullenzellen zeigen. Vielleicht sind auch die Ampullenzellen an den Vorderrändern des 3., 5., 6. und 7. Sternits bei den ♂♂ von *Anthophora* in ähnlicher Weise wie die Drüsen an der gleichen Stelle bei den ♀♀ von *Sphecodes* zu deuten.

Zusammenfassung

Aus dem Vergleich der einzelnen Gattungen der solitären Beinsammler geht deutlich hervor, daß alle ♀♀ die Tendenz zeigen, an den Vorderecken des 3. bis 7. Sternits Drüsen auszubilden. Der Höhepunkt ist zweifellos die *Andrena*-Drüse mit ihrem komplizierten Bau. Als ursprünglich ist wahrscheinlich die Ausbildung der *Colletes*-Drüse anzusehen, die noch zu 4 Paaren sehr kräftig ausgebildet ist, aber doch einen primitiven Bau zeigt.

Sonstige Drüsenvorkommen

Vergleicht man die übrigen Drüsenvorkommen bei den solitären Beinsammlern miteinander, so muß gesagt werden, daß die als „latero-intersegmentale" Drüsen bezeichneten Ampullenzellkomplexe an den Flankenhäuten der Sternite weit verbreitet sind. Sie

fehlen nur bei *Halictus*, *Sphecodes* ♀♀, *Anthophora* ♀♀ und ♂♂ und bei *Colletes* ♂♂ an den ersten Sterniten.

Im übrigen befinden sich auf den Flächen der Tergite verteilt Ampullenzellen, die durch die Kutikula nach außen münden. *Colletes* ♀♀ sind besonders zu erwähnen, da sie auch an den Ecken der Tergite Ampullenzellkomplexe aufweisen, die allerdings nur von geringer Ausdehnung sind.

Eine Ausnahme in der Ausgestaltung der Tergite mit Drüsen bildet auch die Gattung *Eucera*. Hier finden sich hohe Palisadenzellen, die von Ampullenzellen dicht überlagert werden, über die gesamte Fläche der Tergite verteilt. Die gleiche Anordnung von Drüsenzellen findet man andeutungsweise auf den Tergiten der ♀♀ von *Anthophora*, *Halictus* und *Sphecodes*. Der Typ dieser Drüsenkombination tritt bei den Bauchsammlern wieder auf. Dort ist diese Drüsenzellanordnung aber auf die Fläche des 7. Sternits beschränkt.

Palisadenzellen sind sonst bei den solitären Beinsammlern sehr selten. Wenn sie vorkommen, wie bei *Prosopis* und *Nomada*, dann nur in niedriger Form.

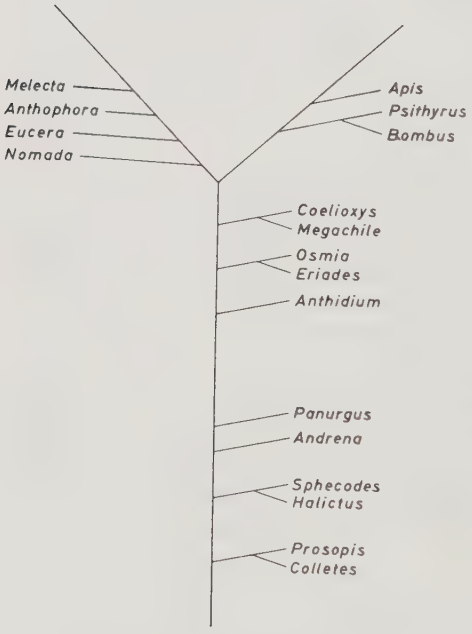
Bei den ♂♂ von *Andrena* ist noch eine Drüsenzellart zu erwähnen, die nicht deutlich ihre Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Zelltyp zeigt. Sie wurde in der Abbildung (Abb. 6) als Ampullenzellen-bezeichnet. Das entscheidende Kriterium, die Ausführkanäle, konnten nicht gesehen werden.

Am Schluß der Ausführungen über die Verteilung der Drüsenkomplexe bei den solitären Beinsammlern muß auf die Verbreitung eines besonderen Palisadenzellkomplexes hingewiesen werden. Diese sehr geschlossen wirkenden Palisadenzellen befinden sich auf dem 3. Tergit hinter dem Stigma nur bei den ♀♀ der Gattungen *Andrena*, *Prosopis*, *Colletes* und *Panurgus*.

Zusammenfassung

Die Tatsache, daß ein Organ wie die Sterniteckendrüsen bei allen Gattungen der solitären Beinsammler in unterschiedlicher Ausbildung vorkommt, gibt den Anlaß, einen Grundtyp zu suchen, auf den alle Erscheinungen des Organs zurückzuführen sind. Um die stammesgeschichtliche Bedeutung eines solchen Organs zu prüfen, muß eine vom Grundtyp abgeleitete Reihung mit dem genealogischen System verglichen werden.

Der Grundtyp der Sterniteckendrüsen findet sich in der Drüse von *Colletes*. Von *Colletes* aus lassen sich die Erscheinungen der Drüsen in drei Reihen anordnen. Durch Spezialisation, die mit einer Beschränkung der Verteilung über das Abdomen verbunden ist, kann man sich die *Andrena*-Drüse entstanden denken. Eine Übergangsform zu dieser spezialisierten Drüse bilden die Organe bei *Panurgus*. Außerdem ergeben sich zwei Reduktionsreihen, die sich durch die Verteilung über das Abdomen unterscheiden. In der ersten Reduktionsreihe leiten sich vom *Colletes*-Typ *Prosopis* und die Parasiten ab, die sich in der Reihenfolge *Nomada*, *Sphecodes* und *Melecta* anschließen. Zweitens leiten sich durch Reduktion die Drüsen von *Anthophora* ab. Daran lassen sich *Halictus* und *Eucera* anschließen.



Genealogisches System der untersuchten Apiden nach Michener

„System" der untersuchten solitären Beinsammler nach der Differenzierung der Sterniteckendrüsen.

Aus dem Vergleich dieser Aufreihung der solitären Beinsammler nach der Ausbildung ihrer Sterniteckendrüsen mit dem von Michener (1944) aufgestellten Apiden-System ergibt sich keine Übereinstimmung, abgesehen davon, daß in beiden Systemen *Colletes* und *Prosopis* den Urtypus verkörpern, und daß sich *Panurgus* und *Andrena* direkt an *Colletes* anschließen.

Aus den Ergebnissen dieses Vergleichs muß geschlossen werden, daß die speziellen Ausprägungen der Sterniteckendrüsen bei den einzelnen Gattungen der solitären Beinsammler unabhängig voneinander entstanden sind.

Vergleich der Drüsenvorkommen der Bauchsammler

Die Drüsenkomplexe auf der Fläche des 7. Sternits

Sammelnde ♀♀

Es fällt auf, daß es am Abdomen der Bauchsammler weit weniger Drüsenvorkommen gibt als bei den solitären Beinsammlern. *Anthidium* ♀♀ zeigen eine etwas reichere Ausstattung mit abdominalen Hautdrüsen. Keine der untersuchten Bauchsammlerinnen besitzt an den Ecken der Sternite irgendwelche Drüsenanhäufungen. Dagegen ist bei allen das 7. Sternit auf verschiedene Weise mit Drüsen ausgestattet. Bei *Eriades* finden sich auf den Vorderflächen des 7. Sternits hohe Palisadenzellschichten, die von wenigen Ampullenzellen überschichtet sind. Bei *Osmia* befinden sich an der gleichen Stelle über den Palisadenzellen schon deutlich Reihen von Ampullenzellen. Das 7. Sternit der *Megachile* ♀♀ zeigt über den Palisadenzellen eine dichtere Schicht Ampullenzellen. Den Höhepunkt in der Ausstattung des 7. Sternits mit Drüsen bildet zweifellos *Anthidium* mit der Drüsentasche. Die Ausstattung des 7. Sternits mit Drüsenzellen gleicht auffallend den Verhältnissen auf den Tergiten von *Eucera*.

Eine Spezialisation wird bei den ♀♀ von *Anthidium* noch dadurch erreicht, daß die Kutikula des 7. Sternits lang ausgezogen ist und sich bis zur Mitte des 5. Sternits nach vorn erstreckt. Insgesamt ergibt sich, daß die Drüse bei *Anthidium* einen ähnlichen Höhepunkt unter den Bauchsammlern darstellt wie die Sterniteckendrüsen von *Andrena* unter den solitären Beinsammlern.

Schmarotzerbienen.

Die einzige Schmarotzerbiene unter den Bauchsammlern, die untersucht wurde, ist *Coelioxys*. Sie reiht sich in ihrer Drüsenausstattung gut unter die sammelnden ♀♀ der Bauchsammler ein. Über den hohen Palisadenzellen des 7. Sternits liegen hier etwas mehr Ampullenzellen als bei der Gattung *Osmia*.

♂♂

Die ♂♂ der Bauchsammler besitzen auf dem 7. Sternit keine Drüsen in der Art der ♀♀.

Sonstige abdominale Hautdrüsen

Wie schon gesagt, sind die Bauchsammler nur spärlich mit abdominalen Hautdrüsen versehen. *Eriades* und *Coelioxys* weisen keine weiteren Hautdrüsen im Abdomen auf. Bei *Megachile* befindet sich auf dem 2. Tergit ein Ampullenzellbündel. *Osmia* ist auf den Tergiten etwas reicher mit ähnlichen Drüsen ausgestattet, wie sie auf ihrem 7. Sternit vorkommen. *Anthidium* ist auch hier wieder am reichsten mit abdominalen Hautdrüsen versehen.

Zusammenfassung

Auffallend ist, daß auch bei den Bauchsammlern nur die sammelnden und bauenden ♀♀ mit den Drüsen am 7. Sternit versehen sind. Den ♂♂ fehlt diese Drüsenbildung vollkommen. Die einzige untersuchte Schmarotzerbiene besitzt die Drüsen auf dem 7. Sternit in geringer Ausdehnung.

Vergleich der Drüsenvorkommen der sozialen Beinsammler

Wie schon oben ausgeführt wurde (S. 192), wurden die sozialen Apiden, *Bombus*, *Apis* und *Psithyrus*, nur unter dem Gesichtspunkt der Fragestellung dieser Arbeit betrachtet. Dabei stellte sich in Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen von Jacobs (1925) heraus, daß die drei Gattungen weder Sterniteckendrüsen noch die Drüsen auf dem 7. Sternit aufweisen.

Bei *Apis*-Arbeiterinnen sind auffallende Drüsenvorkommen erstens die Palisadenzellen, d. h. also die auf den Sterniten liegenden Wachsdrüsen, und zweitens die Ampullenzellen am Vorderrand

des 7. Tergits, die das spezielle Duftorgan bilden. Im übrigen sind über die Flächen sämtlicher Segmente diffus einzelne Ampullenzellen verbreitet.

Die *Apis*-Königin weist ebenso über alle Segmente verstreut Ampullenzellen auf. Eine Häufung dieser Ampullenzellen liegt nur an den Seiten der Sternite vor.

Sämtliche *Bombus*-Arten scheinen unterschiedlich mit abdominalen Hautdrüsen ausgestattet zu sein. An den Vorderrandleisten der Sternite liegt eine Häufung von Ampullenzellen vor. Alle Segmente, ausgenommen Segment 2, sind mit Palisadenzellen ausgestattet.

Auch bei der nur lebendfrisch untersuchten Gattung *Psithyrus* konnten keinerlei Sterniteckendrüsen festgestellt werden.

Die beiden sammelnden und bauenden Gattungen scheinen abdominale Hautdrüsen in ähnlicher Ausbildung, abweichend von den übrigen Apiden zu haben. Hier sind Palisadenzellen als Wachsdrüsen vorhanden. Bei beiden Gattungen sind auch Ampullenzellen über alle Segmente verstreut.

Vergleich der Drüsenvorkommen bei solitären Beinsammlern, Bauchsammlern und sozialen Bienen

Bei einem Vergleich kann man folgendes feststellen:

1. Die ♀♀ sind besonders mit abdominalen Hautdrüsen versehen. Die ♂♂ besitzen nur andeutungsweise Hautdrüsen ähnlicher Art.
2. Sterniteckendrüsen besitzen nur die solitären Beinsammler.
3. Auf dem 7. Sternit der Bauchsammler ist eine besondere Drüse ausgebildet, die den solitären und den sozialen Beinsammlern fehlt.
4. Die solitären Beinsammler sind durch Ampullenzellvorkommen ausgezeichnet.
5. Für die Bauchsammler und die sozialen Bienen sind Palisadenzellen charakteristisch.
6. Auf dem 3. Tergit einiger primitiver Beinsammler kommen Palisadenzellen besonders angehäuft vor.
7. Die sozialen Beinsammler zeichnen sich durch Palisadenzellen, d. h. Wachsdrüsen, und durch Ampullenzellen, die in gesammelter Form das Duftorgan der Bienenarbeiterinnen bilden, aus.

Eine Übersicht über diese Ergebnisse gibt die folgende Tabelle:

Gattung		St. E. Dr.	Amp.	Pal.	Kosch. Dr.	Pal. 3. Terg.
Andrena	♀♀	+	+	—	+	+
Prosopis	♀♀	+	+	(+)	—	+
Colletes	♀♀	+	+	—	+	+
Panurgus	♀♀	+	+	—	+	+
Halictus	♀♀	+	+	—	+	—
Anthophora	♀♀	+	+	—	+	—
Eucera	♀♀	+	(+)	+	(+)	—
Sphecodes	♀♀	(+)	+	—	+	—
Nomada	♀♀	+	+	+	—	—
Crocisa	♀♀	—	?	?	(+)	?
Melecta	♀♀	—	+	?	+	?
Eriades	♀♀	—	(+)	+	—	—
Osmia	♀♀	—	(+)	+	+	—
Megachile	♀♀	—	(+)	+	+	—
Anthidium	♀♀	—	(+)	+	+	—
Coelioxys	♀♀	—	(+)	+	+	—
Bombus	♀♀	—	+	+	+	—
Apis	♀♀	—	+	+	+	—
Apis	♀♀	—	+	+	+	—
Psithyrus	♀♀	—	?	?	+	?
Vespa	♀♀	+	+	?	+	?

Vergleich der Drüsenvorkommen am Stachelapparat

Koschevnikowsche Drüse

Bei der Kontrolle der Schnittserien fiel zuerst bei *Colletes* in der Stachelregion eine Ansammlung von Ampullenzellen auf, die den Sterniteckendrüsen dieser Gattung sehr ähnlich war. Ampullenzellen münden dort ebenfalls durch lange Kanäle in eine Intersegmentalhaut, nämlich in die Haut zwischen der quadratischen und der Stigmenplatte. Später konnte festgestellt werden, daß in der Stachelregion fast aller untersuchten Apiden dieser Ampullenzellkomplex vorhanden ist.

Dieser Drüsenkomplex wurde von Koschevnikow (1899) zuerst bei *Apis* gesehen und beschrieben. Wie schon gesagt (S. 192), sah er diese Drüsen auch bei *Bombus* und bei *Vespa*. Er setzte diese Drüsen einander gleich, da sie in ihren Grundelementen und dem Mündungsort übereinstimmten.

Bei *Apis* ist die Koschevnikowsche Drüse ebenso spezialisiert wie die Sterniteckendrüse von *Andrena*. Die Intersegmentalhaut ist hier eingestülpt zu vielen kurzen Gängen, um die dicht gedrängt die Ampullenzellen liegen. Auch hier wird ein Reservoir gebildet.

Bei allen übrigen Apiden ist keine Komplizierung dieser Art zu erkennen. Die Drüsen münden hier meist etwas weiter vorn, etwa in Höhe des Stachelrinnenkolbens. Bei den Bauchsammlern stülpt sich an der Außenseite der quadratischen Platte die Intersegmentalhaut schlauchförmig ein. An diesem Schlauch liegen dann die Drüsenzellen.

Bei *Eriades, Nomada* und *Prosopis* fehlt eine Koschevnikowsche Drüse. Es liegen nur wenige, kaum wahrnehmbare Ampullenzellen an der Intersegmentalhaut der quadratischen Platte. Ebenfalls nur wenig ausgeprägt ist die Drüse bei *Eucera* und *Crocisa.*

Offensichtlich wird das Fehlen der Koschevnikowschen Drüse durch das Vorhandensein anderer Ampullenzellen am Stachelapparat ausgeglichen.

Sonstige Stachelapparatdrüsen

In den den Stachel umgebenden Hohlraum können dorsal und ventral Ampullenzellen in kleiner Anzahl münden. Dies ist besonders der Fall, wenn die Koschevnikowsche Drüse fehlt.

Die einzelnen Platten des Stachelapparates können mit Palisadenzellschichten ausgekleidet sein. Auffallend ist hier das Vorkommen hoher Palisadenzellschichten an der Stachelscheide von *Andrena, Colletes, Panurgus, Anthophora* und *Crocisa.* Diese Palisadenzellen liegen, wie schon gesagt wurde, nicht der Kutikula der Stachelscheide an, sondern an einer Membran, die sich zwischen den beiden Kanten der Stachelscheide spannt.

Zusammenfassung

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich die solitären Beinsammler, die Bauchsammler und die sozialen Bienen deutlich in der Verteilung der abdominalen Hautdrüsen unterscheiden. Innerhalb dieser Gruppen sind Beziehungen unter den nahe verwandten Gattungen zu erkennen.

C. II Diskussion der Untersuchungsergebnisse in Bezug auf die mögliche Funktion der Drüsen

Beim Vergleich der abdominalen Drüsenvorkommen der einzelnen Apiden-Gattungen fallen folgende Drüsensysteme mit un-

bekannter Funktion auf: 1. die Sterniteckendrüsen der solitären Beinsammler, 2. die Drüsen am 7. Sternit der Bauchsammler und 3. die Koschevnikowsche Drüse am Stachelapparat aller Apiden. Die in Form der Palisadenzellen auffallenden Drüsensysteme der sozialen Bienen werden hier nicht weiter behandelt, da deren Funktion hinreichend bekannt ist (Dreyling 1905).

Die Funktion der Sterniteckendrüsen der solitären Beinsammler

Da die voll ausgebildeten Drüsen nur funktionstüchtigen ♀♀ zukommen, ergeben sich hinsichtlich der Funktion dieser Drüsen vier Möglichkeiten: Die Drüse kann 1. zum Sammeln des Pollens, 2. zum Bauen, 3. zur „Kokon"bildung und 4. als Duftorgan gebraucht werden. Als Duftorgan kann sie zwei Funktionen ausüben, nämlich a) als Anlockmittel der ♂♂ und b) zur lokalen Duftmarkierung.

1. Sammeln des Pollens

Die Vermutung, daß die Drüse den Bienen irgendwie das Sammeln der Pollen erleichtern könnte, liegt nahe, da sich die Bienen deutlich in ihrer Drüsenverteilung in Bein- und Bauchsammler unterscheiden. Schon Heselhaus (1922) sah bei der Drüse von *Andrena* einen Zusammenhang mit der Sammeltätigkeit, da er den Drüsenmündungsort an den Seiten des Abdomens für günstig hielt, um eventuell die Metatarsen mit einem Sekret zu benetzen. Diese Möglichkeit wird dadurch gestützt, daß außer den Parasiten und den ♂♂ auch *Prosopis* wesentlich weniger Drüsen besitzt als die übrigen Apiden, obwohl die Sterniteckendrüsen auch hier noch deutlich vorhanden sind (Abb. 7). *Prosopis* sammelt nicht mit den Beinen, sondern schluckt den Pollen und bricht ihn dann im Nest wieder aus (Friese 1923, Bischoff 1927).

Auf die Funktion als Sammeldrüse kam ich durch die Beobachtung an lebenden Tieren. Dabei konnte ich sehen, daß Andrenen ♀♀ oft in einer Art Putzbewegung die Seiten des Abdomens mit dem letzten Beinpaar von vorn nach hinten streichen. Dadurch kann das Sekret herausgedrückt und von den Bürsten der Metatarsen des letzten Beinpaares aufgenommen werden. Durch das möglicherweise klebrige Sekret könnte der Pollen besser an den Bürsten haften bleiben. Für die Funktion als Sammeldrüse scheint auch zu spre-

chen, daß stylopisierte Andrenen zwar noch geringfügig Sekret produzieren, aber die Drüsen doch reduziert sind (Schulz-Blochwitz unveröffentlicht, Semichon 1905). Dieses Argument läßt sich natürlich auch auf die im Folgenden zu besprechenden Möglichkeiten anwenden, da die stylopisierten ♀♀ in ihrer Funktion als ♀♀ weitgehend gestört sind.

Schulz-Blochwitz (noch unveröffentlicht) konnte die in den Drüsen vorhandenen Nematoden (S. 170) auch in den Pollenballen der vom Sammeln heimkehrenden Bienen entdecken. Nimmt man an, daß die Nematoden mit dem Sekret die Drüsen verlassen, so ist diese Beobachtung eine Stütze der Sammelhypothese.

Semichon (1905) konnte feststellen, daß die Sterniteckendrüsen der im Frühjahr schlüpfenden ♀♀ von *Andrena* und *Colletes* durchsichtig sind, während sie bei den sammelnden ♀♀ eine gelbe Färbung annehmen. Die Tatsache, daß das Reservoir erst bei den sammelnden ♀♀ angeschwollen und gelb ist, kann zweierlei bedeuten, entweder, und das würde die hier besprochene Möglichkeit stützen, ist das Sekret erst im gelben Zustand funktionstüchtig, oder das Sekret wird gelb und damit unbrauchbar. Aus meinen Beobachtungen möchte ich das letztere annehmen.

Auf den ersten Blick scheint wesentlich, daß sich die solitären und die sozialen Beinsammler im Besitz abdominaler Hautdrüsen unterscheiden. Man wird dabei zu berücksichtigen haben, daß die sozialen Bienen den Pollen außen an den Körbchen der Hinterbeine aufnehmen, während der Pollen bei den solitären Beinsammlern mit dem Körper in Berührung kommt. Damit ist nicht gesagt, daß die sozialen Beinsammler ein solches Sekret entbehren können.

Bedenklich erscheint auch die Tatsache, daß *Vespa crabro* am 7. Sternit eine große Ansammlung von Ampullenzellen zeigt, die nach außen durch die Intersegmentalhaut münden. Sie liegen zwar etwas anders als die sonstigen Sterniteckendrüsen, sind aber durchaus damit vergleichbar. *Vespa crabro* ist ein Raubinsekt, das niemals Pollen sammelt. Wozu hat dann *Vespa crabro* diese Drüsen?

Die meisten Argumente kann man auch für andere Möglichkeiten anführen. Sie verlieren dadurch an unmittelbarer Beweiskraft.

2. Bauen

Zwischen den solitären Beinsammlern und den Bauchsammlern besteht ein zweiter fundamentaler Unterschied. Wie Armbruster (1920) und Bischoff (1927) dargelegt haben, sind die

Beinsammler Grabnister, die Bauchsammler Baunister. Eine Ausnahme bilden die sozialen Bienen, deren Bauweise hinreichend bekannt ist.

Die Beinsammler sind Grabnister, d. h. sie graben in Sand, Erde, Holz und andere Materialien Höhlungen, die sie als Nest benutzen. Nur die ♀♀ von *Prosopis* graben nicht direkt, da sie vorhandene Höhlungen, z. B. Stengel von Brombeeren (Enslin 1933, Méhely 1935) als Wohnung benutzen. Ebenfalls eine Ausnahme bilden die Parasiten, die ihre Eier in die von anderen Bienen gebauten Nester legen.

Die Bauchsammler, mit der bekannten Ausnahme gewisser *Osmia*-Arten, schichten aus zusammengetragenen Materialien, die sie durchkauen und damit mit Speichel durchtränken, ihr Nest auf. Die Materialien sind Holz, Harz, Blätter, Pflanzenwolle usw. (Krause 1900, Buysson 1903, Müller 1907, Michener 1944).

Ein für die Drüsenverteilung eventuell wichtiger Unterschied zwischen Bau- und Grabnistern ergibt sich daraus, daß die Grabnister gezwungen sind, ihre ausgegrabenen Höhlungen zu festigen, wasserundurchlässig zu machen und zu glätten, d. h. sie müssen den Boden und das Holz für ihre Nachkommenschaft wohnlich machen, während die Baunister durch das Durchkauen das Baumaterial schon imprägnieren.

Sämtliche Bauten der Grabnister sind daher irgendwie austapeziert. *Colletes* und *Prosopis* benutzen einen besonderen Stoff, der unten (S. 209) näher besprochen wird. Mit diesem körpereigenen Stoff kleiden sie nicht nur die Zellen sondern auch die Gänge ihrer Nester aus. Das ist unter den Beinsammlern einzigartig, da alle übrigen nur die Zellen austapezieren und die Gänge glätten (Michener 1944).

Andrena legt in den Zellen eine Art Tapete an. Armbruster (1920) erklärt, daß diese Tapete sicher von Drüsen stammt, deren Lage er vor allem im Kopf annimmt. Nielsen (1932/34) macht für den Zellbelag den Speichel verantwortlich. Friese (1923) sah bei *Andrena* während der Brutzeit paarige Schläuche, die in der Nähe des Stachelapparates münden und seiner Ansicht nach zum Verkitten und Verschmieren der Zellwände dienen.

Pickles (1940, zitiert nach Michener und Rettenmeyer 1956) konnte feststellen, daß die einfachen Wandbeläge bei *Andrena* durch Sekret und nicht durch einfache Feuchtigkeit

zustandekommen. Er konnte nachweisen, daß der Boden des zementierten Kerns des Erdwalles bei *Andrena fulva* einen höheren pH-Wert hat als der umgebende Boden. Wenn McSwain (1945) beobachtete, daß bei *Andrena rhodotricha* Linsley die Zellen ausgewachst waren, kann damit nur gemeint sein, daß die Zellbeläge wachsartig glänzten.

Die oben besprochenen Nematoden, die sich im Sekret der Drüsen von *Andrena* aufhalten, sind von Schulz-Blochwitz (1958, noch unveröffentlicht) auch im Wandbelag der Bauten gefunden worden. Das kann natürlich ein Hinweis auf die Baufunktion der Drüsen sein. Da aber die Drüsen keinen Verschlußmechanismus besitzen, können die Nematoden auch durch Eigenbewegungen jederzeit aus der Drüse an den Wandbelag kommen. Ein Hinweis auf die Baufunktion der Drüsen ist auch die Tatsache, daß stylopisierte Andrenen nicht mehr Zellen errichten und auch sehr reduzierte Drüsen an den Sternitecken besitzen (Semichon 1905, Michener 1944 in: Grassé 1951).

Die ♀♀ von *Halictus*, die wie *Andrena* deutlich Sterniteckendrüsen haben, sollen nach Verhoeff (1897), Fahringer (1914) und Bischoff (1927) mit Hilfe der Mandibeln die Wände glätten und dann mit Speichel festigen. Stöckhert (1923) schreibt allerdings, daß die Zellen darüber hinaus, „wie bereits Fabre mitteilt", mit einem vollständigen Wandüberzug versehen sind, der einem Goldschlägerhäutchen ähnlich ist. Das kann nur bedeuten, daß außer dem Speichel noch ein anderes Sekret wirksam ist. Gegen alle übrigen Autoren steht die Aussage von Nielsen (1934), der sagt, daß die Wände der *Halictus*-Zellen keineswegs ausgekleidet sind.

Anthophora, die ebenfalls deutlich Sterniteckendrüsen besitzt, hat nach Bischoff (1927) schön geglättete und tapezierte Wände in ihren Zellen, die irgendwie von einem Sekret stammen müssen. Er verweist auf Ferton, der auch eine dünne Wachsschicht bei den Bauten dieser Tiere feststellen konnte. Das Ausschwitzen einer wachsartigen Substanz beobachtete Bischoff (1927) auf den Abdomitaltergiten der Tiere. Die geringen Palisadenzellschichten und allerdings auch die Ampullenzellen auf den Tergiten können für diese Wachsausscheidungen verantwortlich sein.

Nach Malyshev (1925, 1928) besitzt *Anthophora* in ihren Zellen einen Wandbelag von eierschalenartiger Konsistenz. Maly-

s h e v beobachtete, daß die Biene ihr Hinterende in die zentrale Höhlung der Zelle bringt und eine Poliersubstanz an der Innenseite der Zellwandung ausspritzt. Diese transparente Flüssigkeit erhärtet schnell an der Luft. Aus welchen Drüsen diese Flüssigkeit kommt, wird leider nicht beschrieben.

Bei der Gattung *Eucera* sind in Bezug auf die Frage nach der Funktion der Sterniteckendrüsen die Lebensgewohnheiten aufschlußreich. Nach F r i e s e (1919) und N i e l s e n (1934) durchtränkt *Eucera* die Wände ihrer Zellen mit Speichel und glättet sie dann. Außerdem wird eine Wachsproduktion beschrieben, die man sich aus dem Vorkommen der Palisadenzellen auf den Flächen der Tergite erklären kann. Erstaunlich ist, daß *Eucera* wie *Halictus* ein ausgedehntes Ampullenzellbündel an der 6. Sternitecke besitzt. *Halictus* kleidet ihre Zellen mit einem Wandbelag aus, bei *Eucera* sind Gang und Zellen nur speicheldurchtränkt und geglättet (F r i e s e 1923). *Eucera* stellt auch in anderer Beziehung eine Zwischenstufe zwischen Bein- und Bauchsammlern dar, auf die weiter unten eingegangen wird (S. 210).

Gegen eine Annahme der Baufunktion der Drüsen scheint auch zu sprechen, daß *Vespa crabro* am 7. Sternit ausgeprägte Drüsenkomplexe besitzt, aber nicht in der Art der solitären Beinsammler baut (M a i d l 1934).

Gegen die Möglichkeit einer Baufunktion spricht eindeutig, daß *Dasypoda*, die ebenfalls Sterniteckendrüsen besitzen soll (S e m i c h o n 1905), nach M a l y s h e v (1924) keinen Zellbelag erzeugt. Sie hat im Gegenteil nach F r i e s e (1901) eine primitivere Bauweise als *Andrena*.

F ü r die Funktion der Drüse als Baudrüse spricht meine Beobachtung an *Andrena*, daß offensichtlich im Frühjahr Sekret vorhanden ist und auch laufend verbraucht wird, während es dann später in den Drüsen erhärtet. An der Luft erhärtet das Sekret der *Andrena*-Drüsen sehr schnell, eine Eigenschaft, die M a l y s h e v (1925) auch für das Sekret von *Anthophora* beschrieben hat. Man kann sich vorstellen, daß diese Masse innen an die Zellwände geklebt wird und dann mit dem Körper oder mit Hilfe der Mandibeln zu der gewünschten Form geknetet oder abgeschabt wird. Denkbar ist, daß aus der beobachteten Bearbeitung der Wände mit den Mandibeln die Auffassung herrührt, daß Speichelsekret die Tapete bildet.

3. „Kokon"-bildung

Man muß unterscheiden, ob ein Kokon von der Mutter (sogenannter Mutterkokon nach Verhoeff [in Friese 1923]) oder von der Larve (eigentlicher Kokon) hergestellt wird. Auch in der Ausbildung der Kokons unterscheiden sich Bein- und Bauchsammler voneinander. Es wird allgemein angegeben, daß die sozialen Beinsammler und die Bauchsammler einen Larvenkokon besitzen (Friese 1905, Michener 1944), d. h. in diesen Fällen umgeben sich die Larven mit einem Gespinst, dessen Herkunft von Fall zu Fall zu bestimmen ist. Die solitären Beinsammler weisen keinen Larvenkokon auf (Michener 1944).

Bei den Urbienengattungen *Prosopis* und *Colletes* spinnen die Larven ebenfalls keinen Kokon. Bei diesen Gattungen wird von dem sogenannten „Mutterkokon" (Verhoeff, zitiert aus Friese 1923) gesprochen. Dieser Kokon stammt nach Aussagen von Friese (1923), Malyshev (1927), Scholz (1913) und Méhely (1935) eindeutig aus den Speicheldrüsen der Muttertiere. Auch hier gehen die Meinungen aber auseinander. Blair (1920) beobachtete in dem Nest von *Colletes daviesanus* eine *Prosopis*, die einen larvengesponnenen Kokon besaß.

Friese (1912, 1923) spricht bei dem Kokon von *Colletes* von einem Gespinst, das nachträglich mit Speichel bestrichen wird. Dieses Gespinst muß aber von irgendeiner Drüse erzeugt werden. Nach Michener (1944, in: Grassé 1951) stammt das Sekret aus den Mandibeldrüsen. Armbruster (1920) sagt, daß die Spinnfäden das Produkt einer Spinndrüse seien. Der Sitz dieser Spinndrüsen ist noch unbekannt.

Dieser „Mutterkokon" ist meiner Ansicht nach nichts anderes als die etwas dicker aufgestrichene Tapete, die man auch bei den anderen Beinsammlern findet. Daher muß das Thema der Kokonbildung mit dem des Bauens verknüpft werden. So kann man feststellen, daß alle solitären Beinsammler ihre Bauten auskleiden und daß der „Mutterkokon" der Urbienengattungen der Zellenauskleidung gleichzusetzen ist. Offensichtlich arbeiten bei der Herstellung des Kokons zwei verschiedene Drüsen mit. Daß die Speicheldrüsen beteiligt sind, scheint festzustehen. Woher das Grundgespinst stammt, ist noch unbekannt. Vielleicht sind die Sterniteckendrüsen die gesuchten Spinndrüsen.

Die solitären Beinsammler besitzen keinen Larvenkokon bis auf die Gattungen *Eucera* und *Melecta* (Alfken 1900, Friese 1919). *Eucera* besitzt nach Bischoff (1927) einen echten Larvenkokon, während *Melecta* nur einen Rest des eigentlichen Larvenkokons hat. Diese beiden Gattungen bilden so in der Ausbildung eines Kokons ein Mittelding zwischen den Bein- und den Bauchsammlern. Auch in der Ausstattung mit abdominalen Hautdrüsen ist *Eucera* ein Mittelding. Sie besitzt einerseits die bei den Beinsammlern vorkommenden Sterniteckendrüsen am 6. Sternit, andererseits sind die Flächen der Tergite mit Palisadenzellen, die von Ampullenzellen überlagert werden, ausgekleidet. Diese Drüsenkombination findet sich nur noch auf dem 7. Sternit der Bauchsammler. Nach Bischoff (1927) ist auch bekannt, daß *Eucera* keine reine Grabnisterin ist, sondern Züge von Baunistern trägt. Sie verwendet als Baumaterialien unter anderem Wachs.

Bei der Gattung *Anthophora* sind sich die Autoren nicht ganz einig, ob ein Kokon vorhanden ist und wenn, ob es sich um einen Larven- oder einen „Mutter"kokon handelt. Linsley, Mc-Swain und Smith (1956) sind der Ansicht, daß die Larve keinen Kokon spinnt.

Es ist naheliegend, einen Zusammenhang der Drüsenausstattung mit dem Thema „Kokon und Zellauskleidung" zu sehen. Es ist eindeutig, daß die Beinsammler bis auf *Eucera* und *Melecta* keinen Larvenkokon besitzen, daß aber die Muttertiere die Bauten durch wasserundurchlässige Tapeten auskleiden, so daß die Larven am Ende doch in einer schützenden Hülle liegen. Die „Mutterkokons" der Urbienengattungen sind als solche etwas stärker ausgefallenen Tapeten aufzufassen.

Auch die ♀♀ von *Eucera* glätten nach Friese (1919) die Wände der Bauten und durchtränken sie mit Speichelsekret. Eine direkte Auskleidung ist aber nicht vorhanden. Hier wird die Übereinstimmung von Grab- und Baunistern unscharf. Die Baunister, die Bauchsammler also, spinnen immer einen Larvenkokon, die Wände sind nicht austapeziert.

Die Drüsenausbildung der sozialen Beinsammler stützt diese Möglichkeit. Diese Tiere besitzen keine Sterniteckendrüsen, sie besitzen aber einen Larvenkokon, und ihre Bauverhältnisse entsprechen ohnehin nicht den Verhältnissen der übrigen solitären Beinsammler.

4. Duftorgan

Denkbar ist schließlich, daß die ♀♀ der Apiden die Sterniteckendrüsen als Duftorgan gebrauchen, wie es Jacobs (1925) für die Drüsen bei *Andrena* annimmt. Jacobs untersuchte das Duftorgan der *Apis*-Arbeiterin. Dieses Organ besteht ebenfalls aus Ampullenzellen, die am Vorderrand des 7. Tergits durch die Kutikula nach außen münden.

Ein ♀ kann aus zwei verschiedenen Gründen ein Duftorgan besitzen, a. zur Anlockung des Geschlechtspartners und b. zur lokalen Duftmarkierung.

Es ist bekannt, daß die ♂♂ von *Andrena* und *Colletes* stundenlang an einem Ort auf die dort aus der Erde kommenden ♀♀ warten. Diese Anziehung der ♂♂ durch die ♀♀ kann gut durch einen Duftstoff geschehen. Die Wahrnehmung der ♀♀ durch die ♂♂ erfolgt offenbar optisch. Die Beobachtung, daß die ♂♂ von *Andrena vaga* den ♀♀ in die Erde folgten, gibt aber ein, daß auch der Duft eine Rolle spielen muß (Michener und Rettenmeyer 1956).

Die zweite Verwendungsmöglichkeit eines Duftorgans bei den ♀♀ der Apiden ergibt sich aus dem kolonialen Leben und dem gemeinsamen Nisten der Tiere. Die Sterniteckendrüsen der solitären Beinsammler könnten so die Funktion des Duftorgans der *Apis*-Arbeiterinnen übernehmen.

Für einen Gebrauch der Sterniteckendrüsen als Duftorgan zur Anlockung der ♂♂ könnte sprechen, daß nur die gerade aus der Erde kommenden ♀♀ funktionstüchtige Drüsen besitzen, sammelnde Bienen dagegen nicht mehr. Sollte das später gelbe Sekret das eigentlich funktionstüchtige sein, dann könnte die Drüse als Duftorgan die Sammeltätigkeit einer Kolonie unterstützen.

Allein auf Grund der Tatsache, daß das Sekret sofort an der Luft erstarrt, erscheint die Funktion der Sterniteckendrüsen als Duftorgan zweifelhaft. Ein Duftstoff muß die Eigenschaft haben, sich sofort an der Luft zu verflüchtigen. Es kann natürlich sein, daß sich wirklich an der Luft ein Duftstoff verflüchtigt und der erstarrte Rest nur als Rückstand zu betrachten ist. Diese Möglichkeit erscheint aber höchst unwahrscheinlich.

Seit langer Zeit ist bekannt, daß *Prosopis* (Bischoff 1927), *Colletes*, *Andrena* (Ulrich 1933), *Osmia* (Enslin 1920), *Nomada* (Perkins 1919) und *Vespa crabro* über einen dem Menschen wahrnehmbaren Duft verfügen. Nach Kullenberg (1953)

produzieren die ♀♀ und die ♂♂ der solitären Beinsammler, Bauchsammler und der sozialen Bienen Düfte, die er in 21 qualitativ verschiedene Duftstufen einordnen konnte. Dabei duften die ♂♂ anscheinend weniger intensiv als die ♀♀. Auch parasitische Bienen, wie *Sphecodes* und *Psithyrus*, erzeugen nach Kullenberg einen wahrnehmbaren Duft. Von welchen Drüsen dieser Duft erzeugt wird und wozu er benutzt wird, bleibt auch hier noch offen. Die Tatsache, daß nur bei solitären Beinsammlern Sterniteckendrüsen vorhanden sind, zeigt deutlich, daß die Duftorgane durchaus noch in anderen Drüsen des Abdomens zu suchen sind.

Zusammenfassung

Es wurde versucht, die Funktionsmöglichkeiten der Sterniteckendrüsen der ♀♀ der solitären Beinsammler zu erörtern und ihre Wahrscheinlichkeit zu prüfen. Zum Schluß dieser Ausführungen sei es mir erlaubt, die persönliche Meinung zu äußern, daß die Indizien, die sich aus den Eigenschaften des Sekrets, aus der Verteilung der Drüsen und aus den Lebensgewohnheiten der Tiere ergeben, am ehesten für die Baufunktion dieser Drüsen sprechen. Der Beweis hierfür wird erst in Zukunft erbracht werden können, wenn diese Tiere unter Versuchsbedingungen gehalten werden können oder aber mehr Vergleichsmaterial zur Verfügung steht.

Die Funktion der Drüse auf dem 7. Sternit der Bauchsammler

Bei den Bauchsammlern fallen als besondere Drüsenvorkommen die Drüsen auf dem 7. Sternit von *Anthidium manicatum* auf. Leider konnte nur diese Art von *Anthidium* gefangen und untersucht werden, die in ihren Lebensgewohnheiten von den übrigen Apiden abweicht. *Anthidium manicatum* soll als einzige Art Pflanzenwolle als Baustoff verwenden. Allerdings gibt Dalla-Torre (1902) an, daß auch *Anthidium oblongatum* LTR. Pflanzenwolle zum Aufbau ihres Nestes verwendet. Von anderen Anthidien, z. B. *Anthidium strigatum* LTR., ist bekannt, daß sie Baumharze zum Bau verwenden (Kirschbaum 1872). Michener (1948) sagt aus, daß Anthidien Wachs, Blätter, Harze usw. zum Bau ihrer Zellen benutzen.

Heselhaus (1922), der die Drüse bei *Anthidium manicatum* als erster beschrieb, nimmt eine Baufunktion an. Das Sekret

dieser Drüse soll zusammen mit der besonders gut ausgebildeten Speicheldrüse die Pflanzenwolle, die die Biene einträgt, verkitten und zu einer Baumasse verbinden (Verhoeff 1892). Aus Heselhaus' wie aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß die Biene zwei verschiedene Sekretarten in ihrer Drüse erzeugt. Vorstellbar ist, daß die Biene mit den stäbchenförmigen Elementen die Pflanzenwolle zu einem festen Gewebe verknüpft, in dessen Lücken dann die körnige zweite Substanz der Drüse einfließt, so daß eine einheitliche, relativ feste Masse entsteht. Die Untersuchung des Baumaterials müßte darüber Klarheit schaffen.

Nach Malyshev (1916) besteht bei den Baunistern das Baumaterial aus dem Sekret von Spezialdrüsen. Die Beschreibung der Lage dieser Drüsen fehlt.

Bei den Bauchsammlern liegt im Hinblick auf die Ausstattung mit abdominalen Hautdrüsen eine Reihung vor, die in der Ausbildung der *Anthidium*-Drüsen ihren Höhepunkt findet.

Die Funktion der Koschevnikowschen Drüse

Obwohl auch hier keine bestimmte Funktion der Drüsen bewiesen werden kann, scheint der Gebrauch des Drüsensekrets klar zu sein. Koschevnikow (1899) selbst nimmt an, daß diese Drüsen, die ihr Sekret in den den Stachel umgebenden Hohlraum entlassen, als Schmierdrüsen für den Stachelapparat dienen. Da diese Drüsen bei fast allen Apiden eindeutig vorhanden sind, bei ihrem Fehlen aber an anderer Stelle Ampullenzellen ihr Sekret in den gleichen Hohlraum ergießen, scheint die von Koschevnikow angenommene Funktion einleuchtend. Demnach würde das Sekret, das bei den meisten Apiden in Höhe des Stachelrinnenkolbens austritt, den Raum um den Stachel geschmeidig machen und so die Tätigkeit des Stachels erleichtern. Es ist allerdings fraglich, warum nicht an anderen gegeneinander beweglichen Chitinteilen ebenfalls Schmierdrüsen vorhanden sind.

Die übrigen Hautdrüsensysteme der Apiden

Bei den allgemein verbreiteten Hautdrüsensystemen im Abdomen der Apiden sind noch zwei Drüsenvorkommen besonders auffallend, 1. die Palisadenzellen der sozialen Bienen und 2. das Palisadenzellorgan auf dem 3. Tergit der primitiven Beinsammler. Die Funktion der Palisadenzellen der sozialen Bienen ist bekannt (Dreyling 1906). Die Bedeutung der merkwürdigen organhaften

Ansammlung von Palisadenzellen auf dem 3. Tergit der Beinsammler ist dagegen rätselhaft.

Zum Vorkommen der abdominalen Hautdrüsen kann nur gesagt werden, daß sich im Abdomen jeder Apiden-Gattung mehr Hautdrüsen befinden als bisher vermutet wurde. Ehe aber nicht die auffallenden Drüsensysteme in ihrer Funktion geklärt sind, läßt sich über die Funktion der über das Abdomen verstreuten Drüsen nichts sagen. Denkbar ist natürlich eine Schmierfunktion. Nur der Vollständigkeit halber erwähne ich eine Idee von Heselhaus (1922), der annimmt, daß die Ampullenzellen eine Art Schweißdrüsen seien, die das überflüssige Wasser aus dem gefressenen Pollen wieder ausscheiden. Dem ist entgegenzuhalten, daß bisher über Schweißdrüsen bei Insekten nichts bekannt ist.

Zusammenfassung

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Funktion der meisten Hautdrüsen im Abdomen der Apiden unbekannt ist. Alle Angaben darüber sind rein hypothetischer Natur. Für die Sterniteckendrüsen der solitären Beinsammler erscheint die Funktion als Baudrüse am wahrscheinlichsten, ebenso für die Drüsen auf dem 7. Sternit der Bauchsammler. Die Koschevnikowsche Drüse dient wahrscheinlich als Schmierdrüse für den Stachelapparat. Für alle anderen im Abdomen der Apiden vorkommenden Drüsen sind viele Funktionen denkbar.

C I 2. Zusammenfassung der Ergebnisse der Arbeit

1. Die bereits von Heselhaus (1922) und Jacobs (1925) gemachten Angaben konnten durch die Untersuchung der abdominalen Hautdrüsensysteme von 19 Gattungen der Apiden mit 66 Arten erweitert werden.

2. Konnte man bisher von einzelnen Drüsensystemen im Abdomen der Apiden reden, so kann man nach dieser Untersuchung sagen, daß die Bienen schlechthin einen erstaunlichen Reichtum an abdominalen Hautdrüsen besitzen, der sofort die Frage nach der Funktion dieser Mannigfaltigkeit aufwirft. Diese Frage bleibt in einer unbefriedigenden Situation stecken, da der Bau dieser Drüsen keine Schlüsse auf die Funktion erlaubt, Experimente aber kaum ausdenkbar sind.

3. Die Lage und die Morphologie der segmentalen Drüsensäckchen bei *Andrena* werden beschrieben.

4. Die bei den solitären Beinsammlern gefundenen Sterniteckendrüsen werden in Beziehung gesetzt zu den segmentalen Drüsensäckchen der *Andrena*.

5. Sterniteckendrüsen besitzen nur die sammelnden ♀♀ der solitären Beinsammler. Parasiten und ♂♂ sind nur sporadisch oder gar nicht damit ausgestattet.

6. Die Funktion der Sterniteckendrüsen konnte nicht geklärt werden. Die Erörterung mehrerer Hypothesen macht eine Funktion als Baudrüse wahrscheinlich.

7. Die Bauchsammler zeichnen sich durch besondere Drüsenvorkommen auf dem 7. Sternit aus. Den Höhepunkt einer daraus abzuleitenden Reihung stellt die Drüse bei *Anthidium manicatum* dar.

8. Auch die Drüse auf dem 7. Sternit der Bauchsammler besitzen nur die ♀♀. Den ♂♂ fehlt sie. Die in dieser Gruppe vorkommenden Kuckucksbienen bilden aber eine Stufe in der denkbaren Reihung dieser Drüse.

9. Auch für die Drüse auf dem 7. Sternit der Bauchsammler kann eine Baufunktion hypothetisch angenommen werden.

10. Am Stachelapparat aller Apiden befindet sich die Koschevnikowsche Drüse, bzw. ein ähnlicher anderer Drüsenkomplex. Die Funktion als Schmierdrüse des Stachels ist wahrscheinlich.

11. Die sozialen Bienen zeigen außer den bei ihnen bekannten Palisadenzellen (Wachsdrüsen) und dem Duftorgan der *Apis*-Arbeiterinnen keine Sonderausstattung des Abdomens mit Drüsen.

12. Bei den primitiven solitären Beinsammlern ist auf dem 3. Tergit ein Palisadenzellorgan unbekannter Funktion vorhanden.

13. Für die verschiedenen zahlreichen über das Abdomen verteilten Drüsen sind sehr verschiedene Funktionen denkbar.

Literaturverzeichnis

Alfken, J. D.: Über Leben und Entwicklung von *Eucera difficilis* Duf. Pér. Ent. Nachr. *26*, 10 (1900).

Bischoff, H.: Biologie der Hymenopteren. Berlin (1927).

Blair, K. G.: *Bombylos minor* L. and some other parasites or inquiles of *Colletes daviesanus* SM. Ent. Mo. Mag. *56*, 200—202 (1920).

Brandenburg, J.: Der Parsitismus der Gattung *Stylops* an der Sandbiene *Andrena vaga* PZ. Z. Parasitenk. *15*, 457—475 (1953).

du Buysson, R.: Nidification de quelques Mégachiles. Ann. Soc. ent. France 71, 751—755 (1903).

von Dalla-Torre, K.: Interessante Nestanlagen von *Odynerus parietum* und *Anthidium oblongatum*. Ent. Z. *21*, 21—22 (1902).

Dreyling, L.: Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jb. Anat. *22*, 289—326 (1906).

Enslin, E.: Beitrag zur Biologie von *Osmia xanthomalaena* K. Z. wiss. Ins.-biol. *16*, 127—136 (1920).

— Die Bewohner der Brombeerstengel. Ent. Jb. *1933*, 137—148.

Fahringer, J.: Über den Nestbau zweier Bienen. Z. wiss. Ins.biol. *10*, 16—20, (1914).

Friese, H.: Die Bienen Europas. Innsbruck (1901).

— Ein Bienennest mit Vorratskammer (*Lithurgus dentipes* SM.) Z. wiss. Ins.-biol. *1*, 118—119 (1905).

Friese, H.: Die Seidenbienen (*Colletes*) von Zentraleuropa. Arch. Naturg. Abt. A, *78*, 149—161 (1912).

— Die Langhornbiene, *Eucera difficilis* Duf. Pér., und ihr Nestbau bei Artern. Dtsch. ent. Z. *2*, 61—62 (1919).

— Über die Lebensweise der Grabwespenbiene *Sphecodes* Ltr. Z. wiss. Ins.-biol. *15*, 175—187 (1920).

— Die europäischen Bienen (*Apidae*). Berlin und Leipzig (1923).

Goetze, G. und Schmidt, H.: Ein neues Duftorgan der männlichen Honigbiene und seine Bedeutung für eine Systematik der Bienenrassen. Zool. Jb. Syst. *75*, 337—348 (1942).

Heselhaus, F.: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. Zool. Jb. Anat. *43*, 369—464 (1922).

Jacobs, W.: Das Duftorgan von *Apis mellifica* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Apiden. Z. Morphol. Ökol. *3*, 1—80 (1925).

Kirschbaum, C. L.: Das Nest von *Anthidium strigatum* Ltr. Jb. Nassau. Ver. Naturk. 25/26, 446—447 (1872).

Koschevnikow, G. A.: Zur Kenntnis der Hautdrüsen der Apiden und Vespiden. Anat. Anz. *15*, 519—528 (1899).

Krause, E.: Tapezierbienen. Prometheus *11*, 377—381 (1900).

Kullenberg, B.: Some observations on scents among bees and wasps (*Hymenoptera*). Ent. Tidskr. Årg. *74*, 1—2, 1—7 (1953).

Linsley, E. G., McSwain, J. W. and Smith, R. F.: Biological observations on *Ptilothrix sumichrasti* (Cresson) and some related groups of emphorine bees. Bull. Calif. Ac. Sci. *55*, 83—101 (1956).

Lipp, W.: Histochemische Methoden IX. München (1956).

McSwain, J. W.: Nesting habits of *Andrena rhodotricha* Linsley. Pan Pacific Entomol. San Francisco *21*, 132 (1945).

Maidl, F.: Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. Wien (1934).

Malyshev, S. I.: Classification of the nests of bees and wasps. Rev. Russ. Ent. *17*, 1—19 (1916).

— The nesting habits of *Dasypoda* Latr. Trav. Soc. Natural. Leningrad, Sec. Zool. *57*, 123—146 (1924).

— The nesting habits of *Anthophora* Ltr. Trav. Soc. Natural. Leningrad, Sec. Zool. Physiol. *55*, 137—183 (1925).

— Die Lebensgeschichte der *Colletes cunicularius* L., Z. Morphol. Ökol. *9*, 390—409 (1927).

— Die Lebensgeschichte der *Anthophora acervorum* L., Z. Morphol. Ökol. *11*, 763—781 (1928).

— Die Lebensgeschichte der Holzbiene *Xylocopa* Latr. *(Apoidea)*. Z. Morphol. Ökol. *23*, 784—809 (1931).

v. Méhely, L.: Naturgeschichte der Urbienen. Budapest (1935).

Meidell, C.: A terrarium to investigate solitary and parasitic bees (*Hymenoptera-Apidae*) in an artificial climate. Univ. Bergen Årb. naturv. rek. *5* (1958).

Michener, C. D.: Hymenopteroides, in: Grassé, Traité de Zoologie *X*, 2 (1951).

— Comparativ external morphology, physiology and a classification of the bees. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *82*, 151—326 (1944).

— The generic classification of the anthidiine bees. Amer. Mus. Nov. *1381*, 1—29 (1948).

— Comparativ morphological and systematic studies of bee larvae with a key to the families of Hymenopterous larvae. Univ. Kansas Sci. Bull., Lawrence *35*, 987—1102 (1953).

Michener, C. D. and Rettenmeyer, C. W.: The ethology of *Andrena erythronii* with comparativ data on other species. Univ. Kansas Sci. Bull. *37*, 645—684 (1956).

Müller, M.: Zur Biologie unserer Apiden, insbesondere der märkischen Osmien. Z. wiss. Ins.biol. *3*, 247—251 und 280—285 (1907).

Nielsen, E. T.: Habits and nests of some solitary bees. Ent. Medd. *18*, 421—472 (1932/34).

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München (1948), 15. Auflg.

Rudow: Die Wohnungen der Hautflügler Europas mit Berücksichtigung der wichtigsten Ausländer, Ent. Z. *45*, 289—296 (1900). Ent. Z. *46*, 339—378 u. 383—430 (1901).

Ruttner, F.: Ein Genitalsinnesorgan des Drohns. XVII. Congresso Internationale degli Apicoltori Bologna-Roma (1958).

Schmiedeknecht, O.: Die Hymenopteren Nord- und Mitteleuropas. Jena (1930), 2. Auflg.

Scholz, E. J. R.: Bienen und Wespen. Leipzig (1913).

Semichon, L.: Glandes latéroabdominales chez quelques Mellifères. Bull. Soc. ent. France (1905).

— Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. Bull. Soc. ent. France et Belg. *15*, 281—442 (1906).

Snodgrass, R. E.: Principles of Insect Morphology. New York, London (1935).

— Anatomy of the Honey Bee. Ithaca, New York (1956).

Stoekhert, F. K.: Zur Biologie von *Prosopis variegata* F. Konowia *1*, 39—58 (1922).

— Über die Entwicklung und Lebensweise der Gattung *Halictus* Ltr. und ihrer Schmarotzer (*Hym.*). Konowia *2*, 48—64 (1923).

Ulrich, W.: Fang und Züchtung von Strepsipteren, in: Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden Abt. IX, 259—327 (1933).

— Unsere Strepsipterenarbeiten. Zool. Beitr. N. F. *2*, 2/3, 195 (1956).

Verhoeff, C.: Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jb. Syst. *6*, 680—754 (1892).

— Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus* Ltr., insbesondere einer Übergangsform zu den sozialen Bienen. Zool. Anz. *20*, 369—393 (1897).

Weber, H.: Grundriß der Insektenkunde. Jena (1949), 2. Auflg.

Zander, E.: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen — Bau der Biene (1951). Stuttgart, z. Zt. Ludwigsburg.

Verzeichnis der Abkürzungen

Amp.	Ampullenzellen
G.	„Geleitzelle“
h.	hinten
ISH.	Intersegmentalhaut
K.	Kern
P.	Porenplatte
Res.	Reservoir
Sch.	Schlauch
St.	Sternit
T.	Tergit
v.	vorn

Ampullenzellen

Palisadenzellen

Organhafte Anordnung der Palisadenzellen

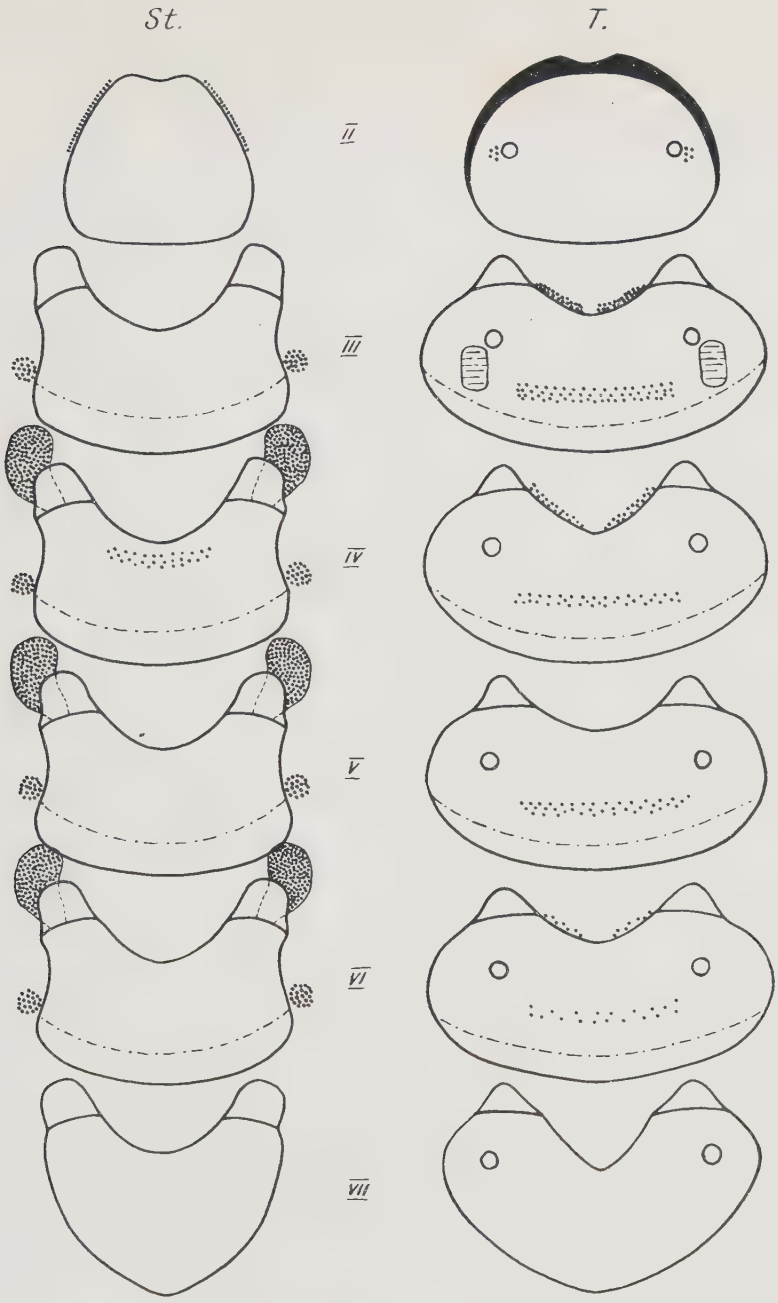


Abb. 5. *Adrena fulva* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

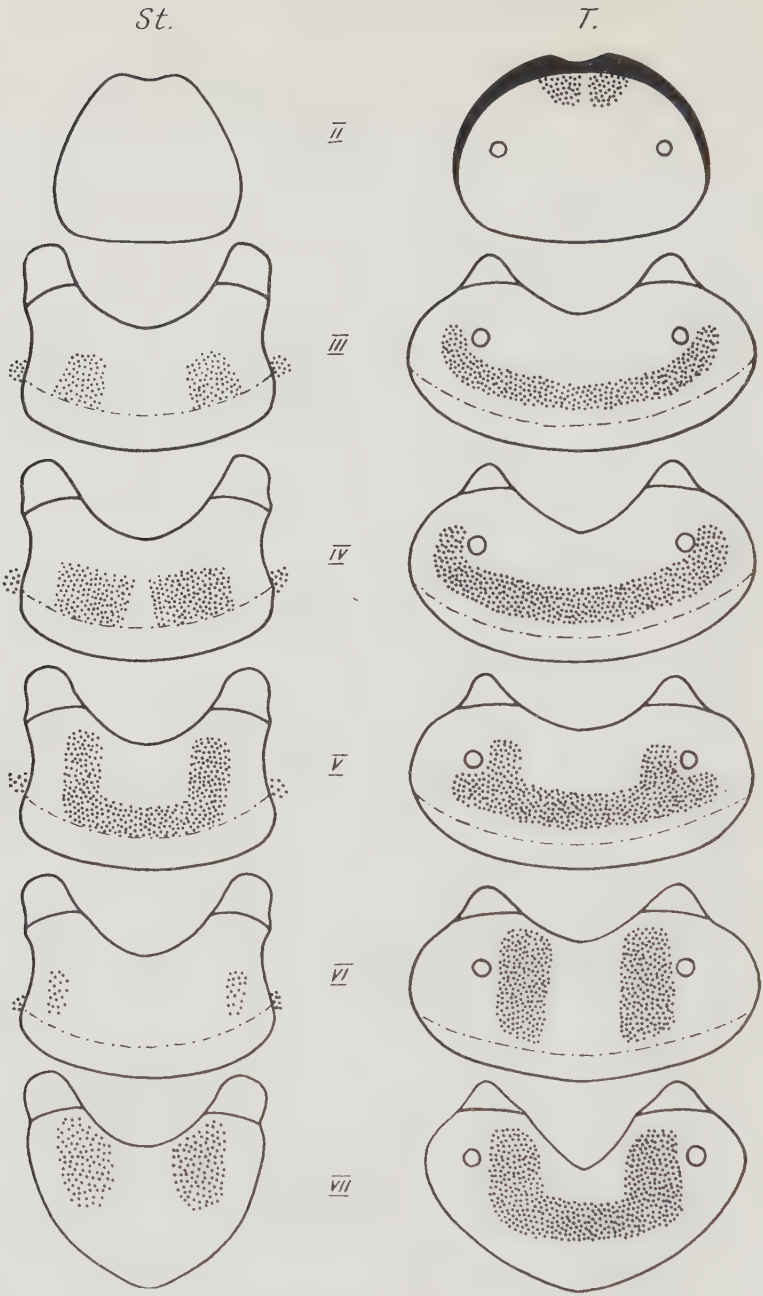


Abb. 6 *Andrena fulva* ♂♂. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

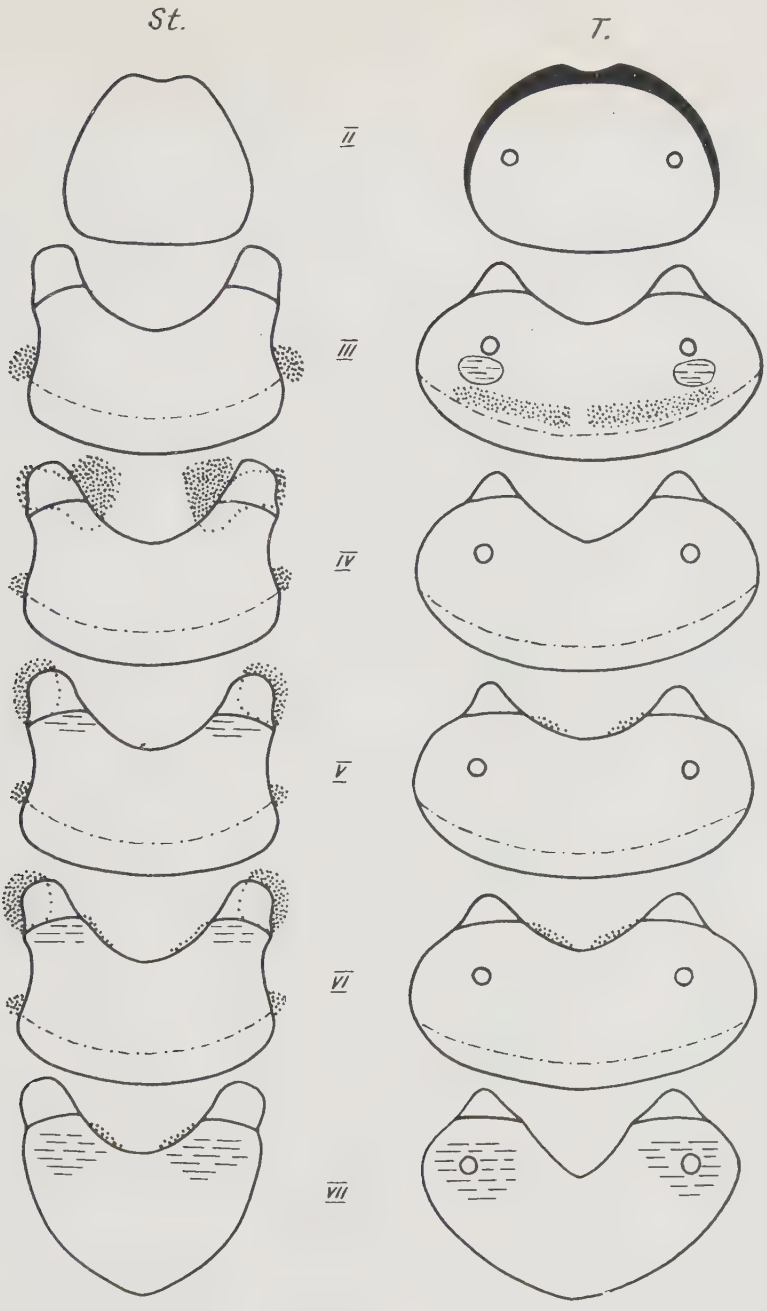


Abb. 7. *Prosopis punctulatissima* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

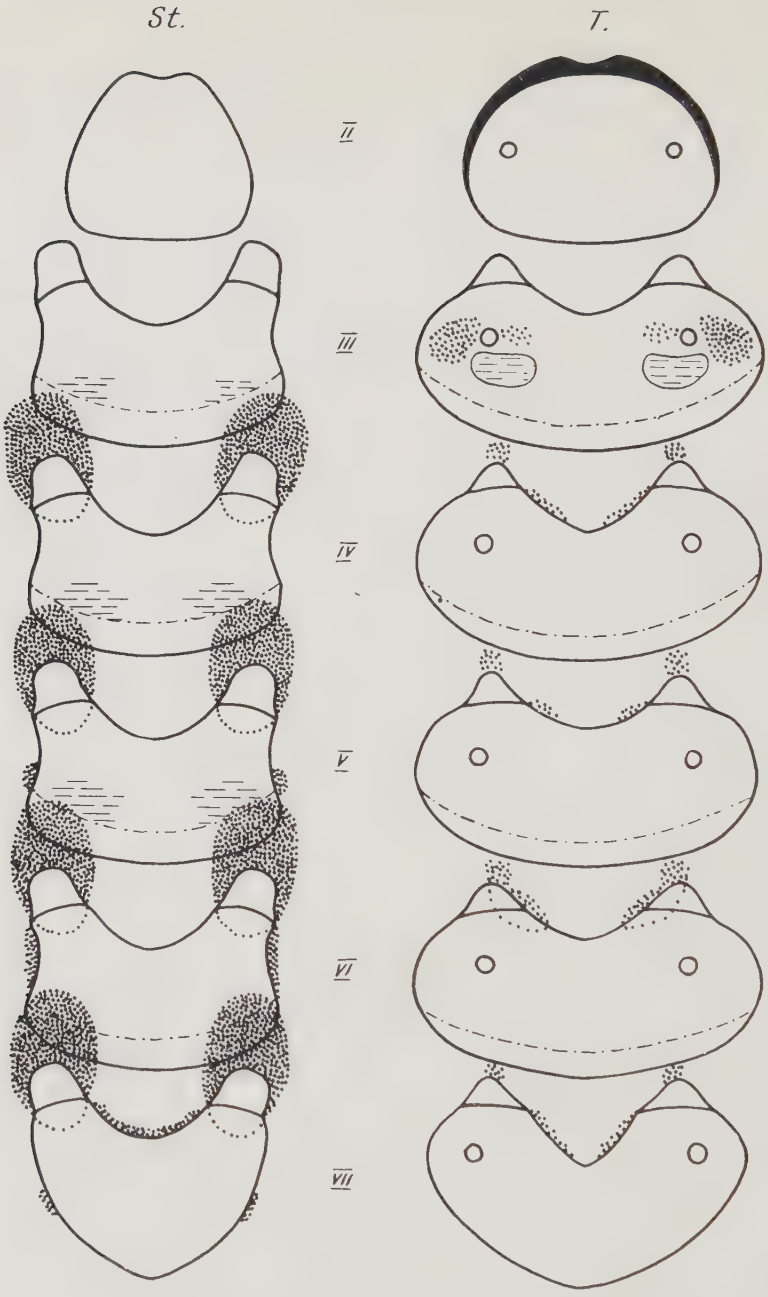


Abb. 8. *Colletes cunicularius* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

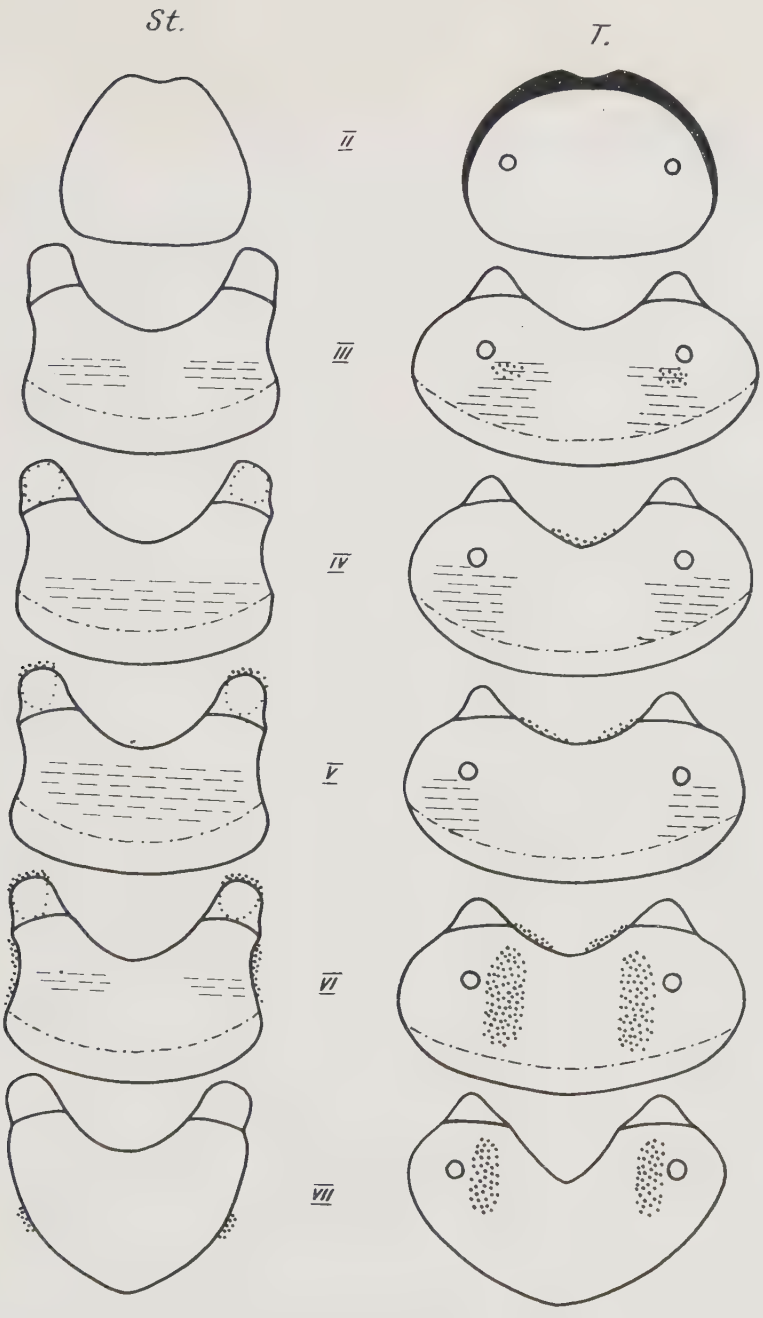


Abb. 9. *Colletes cunicularius* ♂♂. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

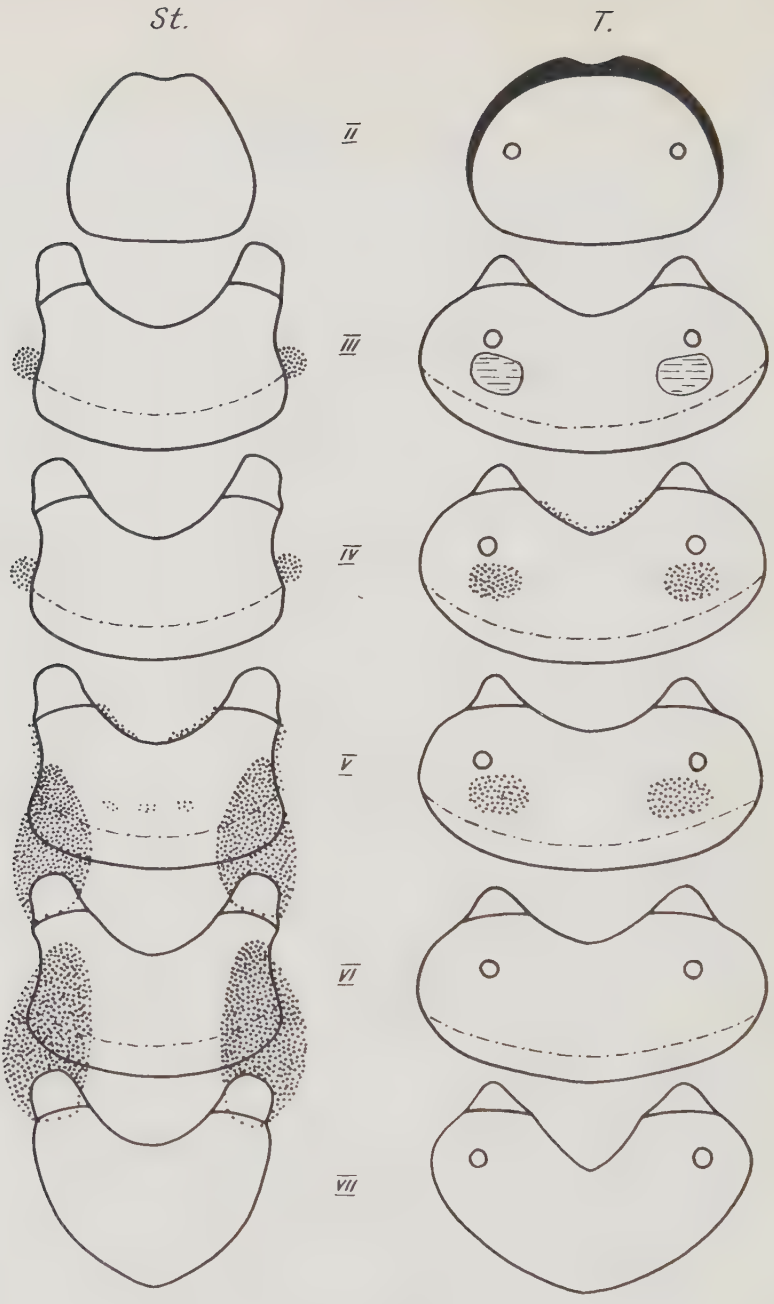


Abb. 10. *Panurgus calcaratus* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

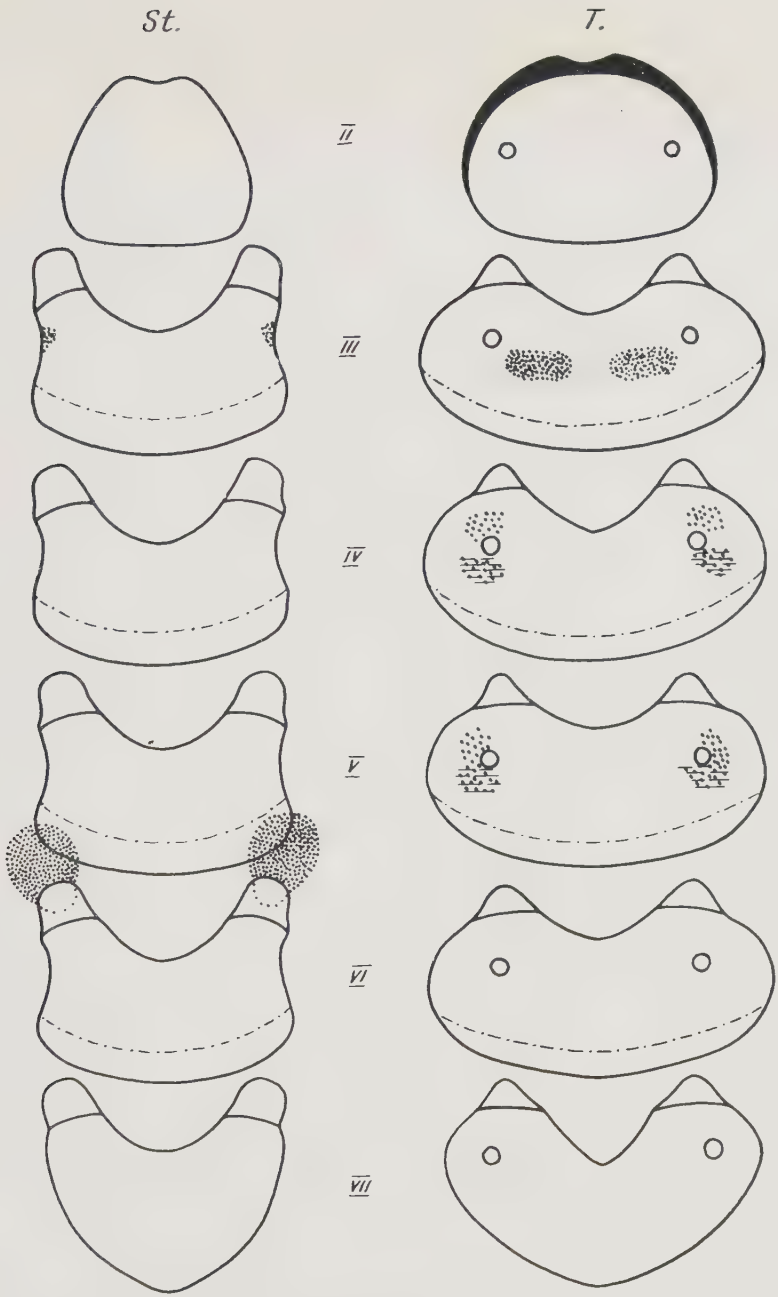


Abb. 11. *Halictus eurygnathus* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

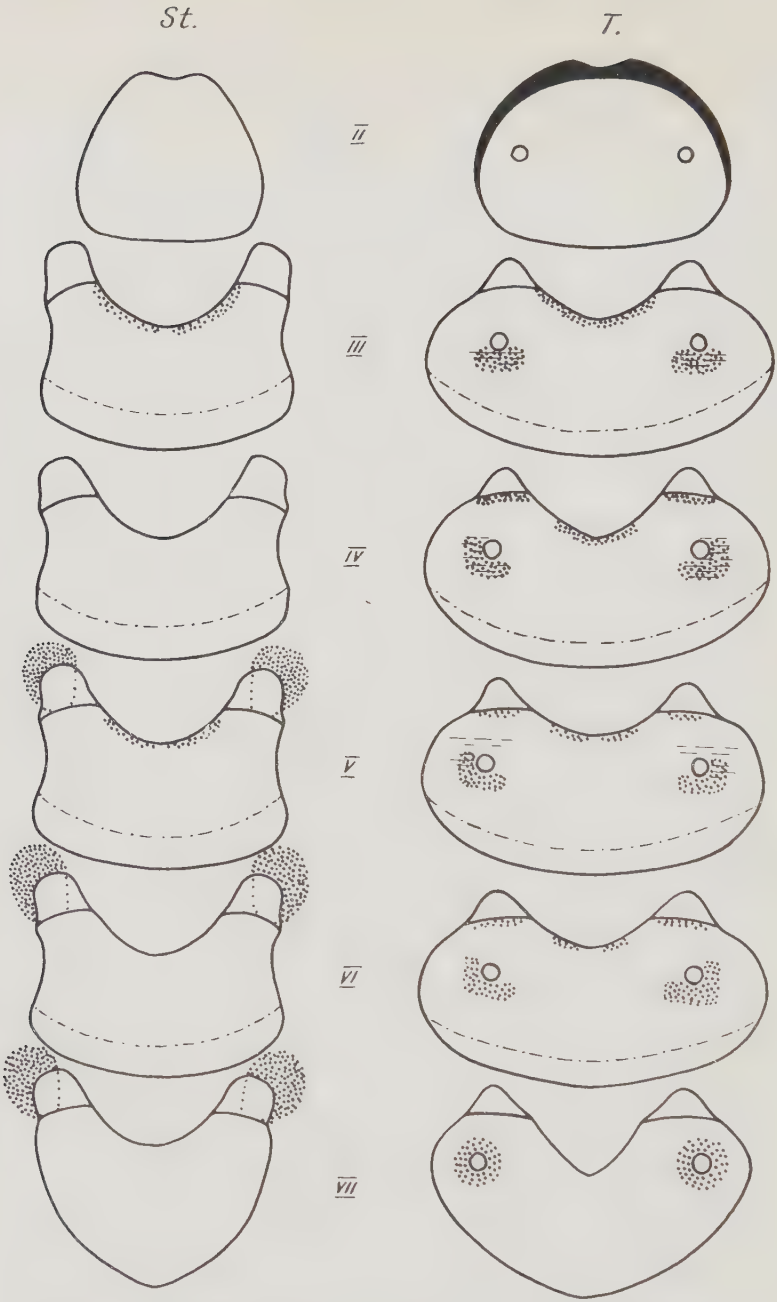


Abb. 12. *Anthophora acervorum* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

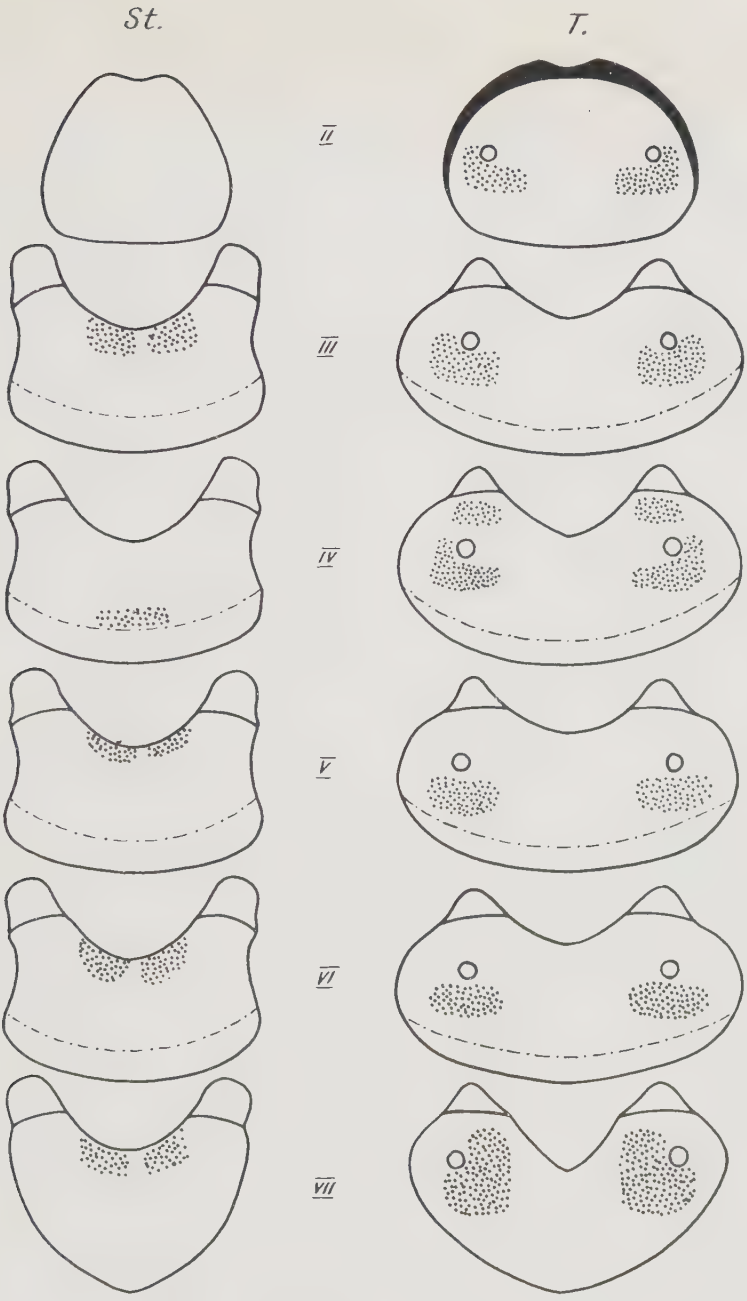


Abb. 13. *Anthophora acervorum* ♂ ♂. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

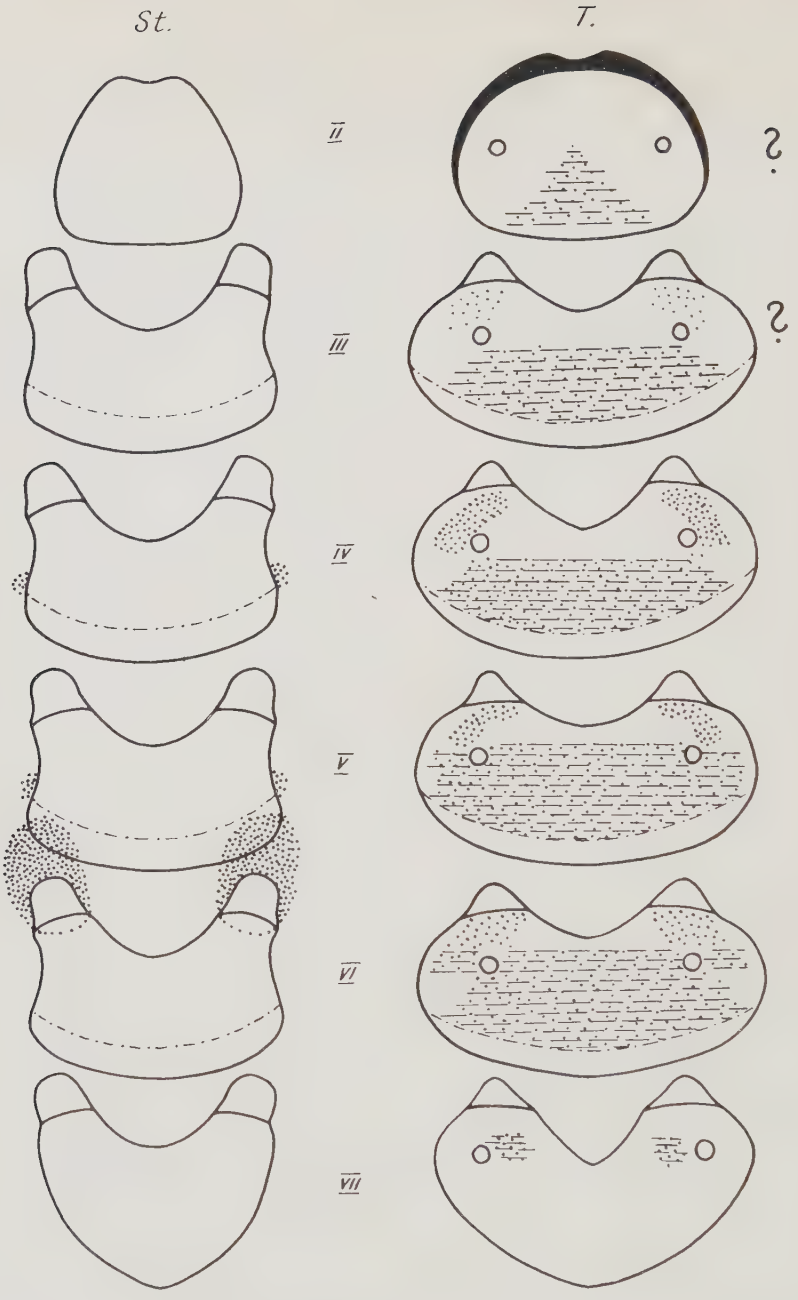


Abb. 14. *Eucera longicornis* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

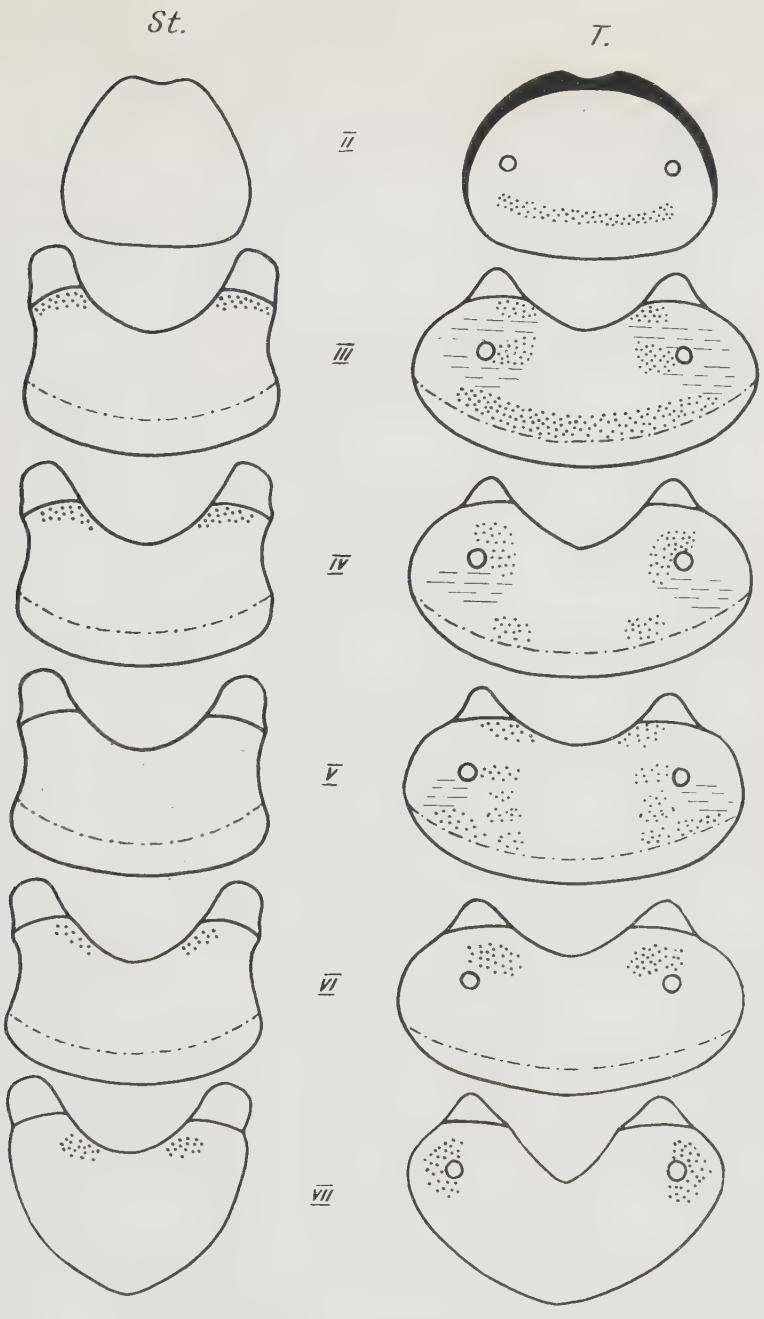


Abb. 15. *Sphecodes fuscipennis* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

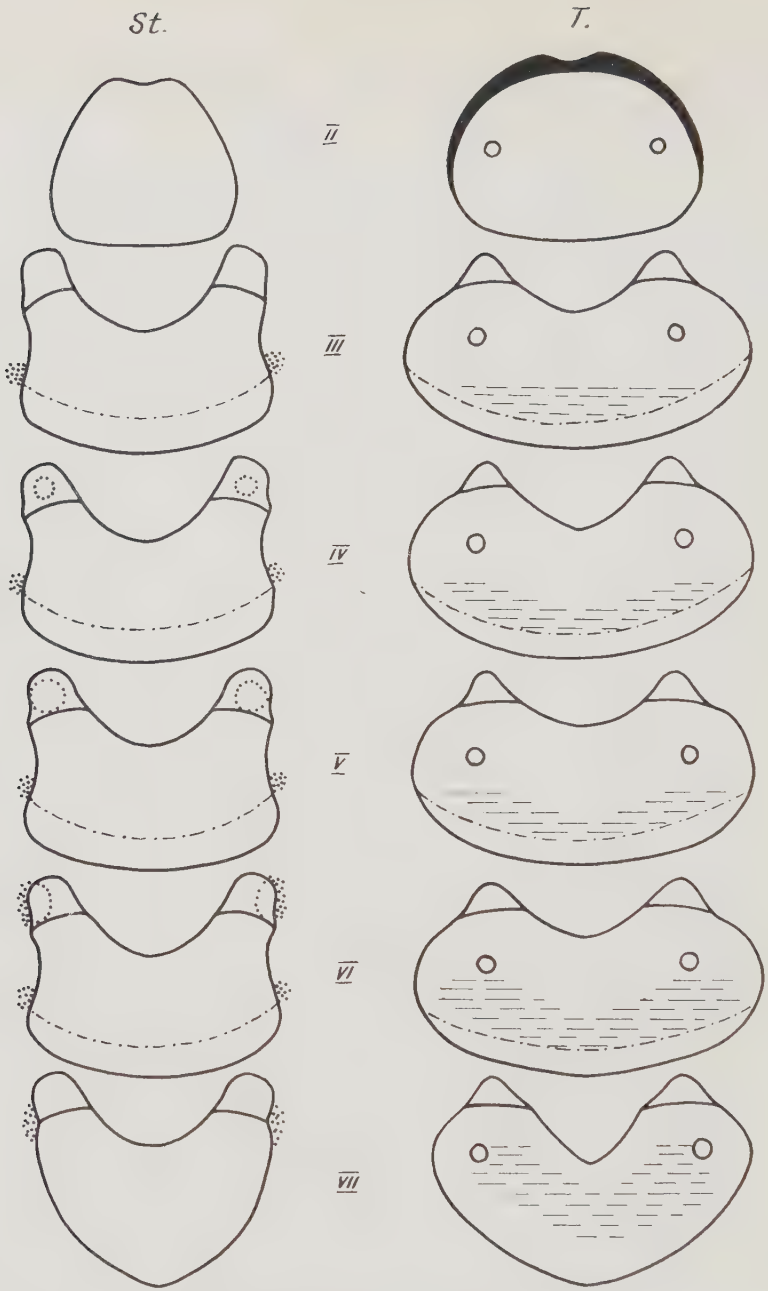


Abb. 16. *Nomada marshamella* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

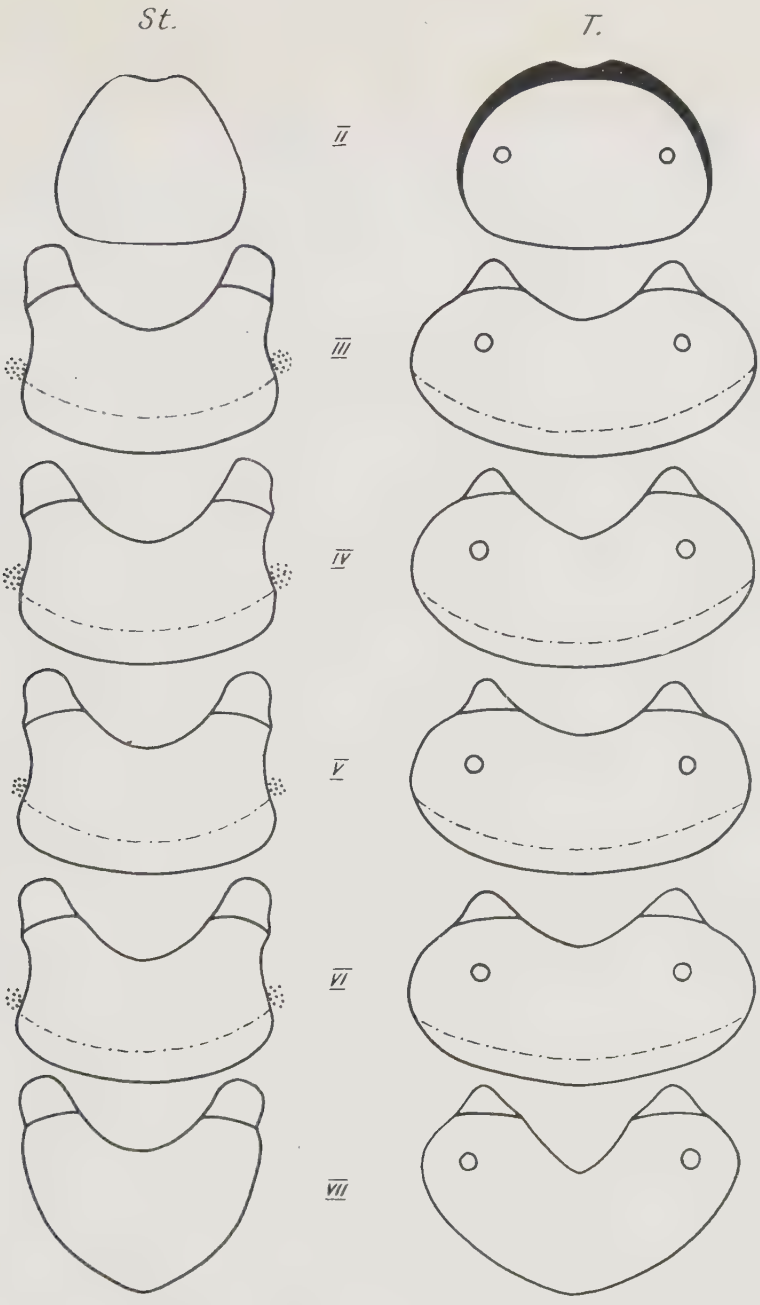


Abb. 17. *Nomada marshamella* ♂♂. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

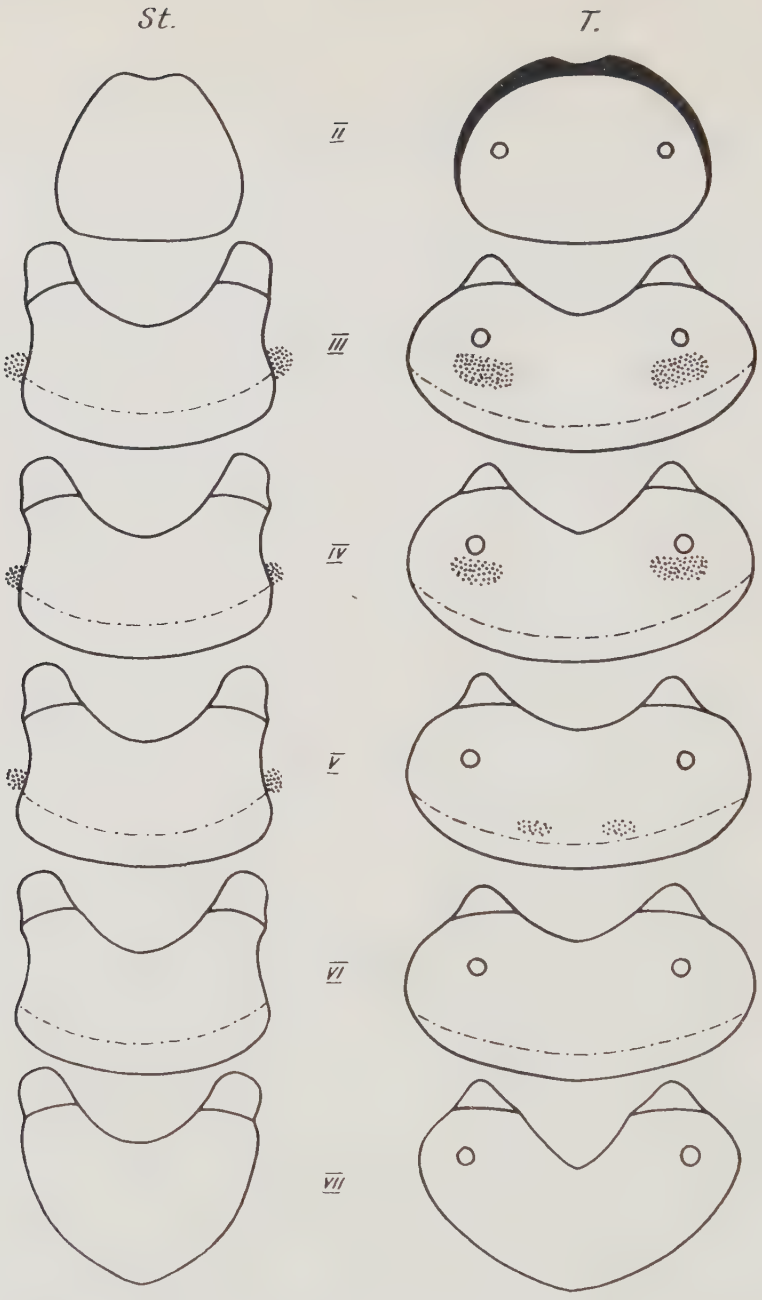


Abb. 18. *Melecta armata* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

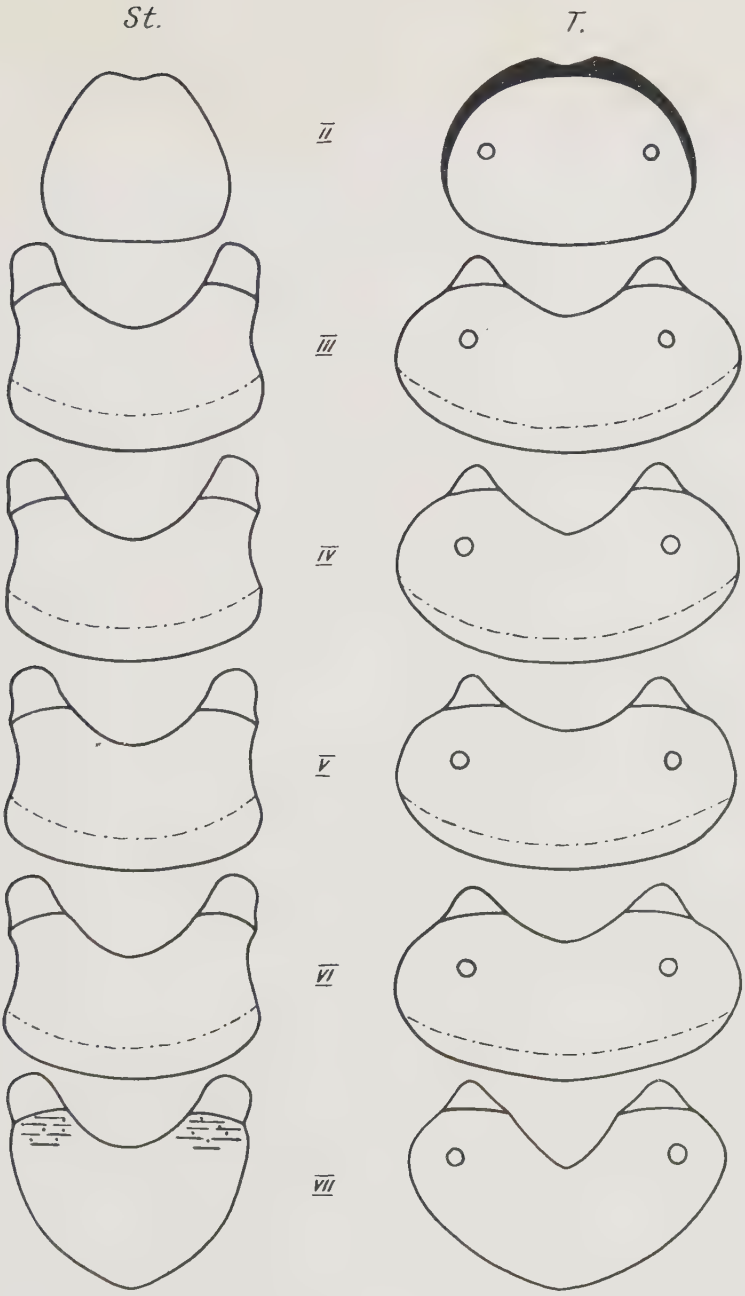


Abb. 19. *Eriades nigricornis* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

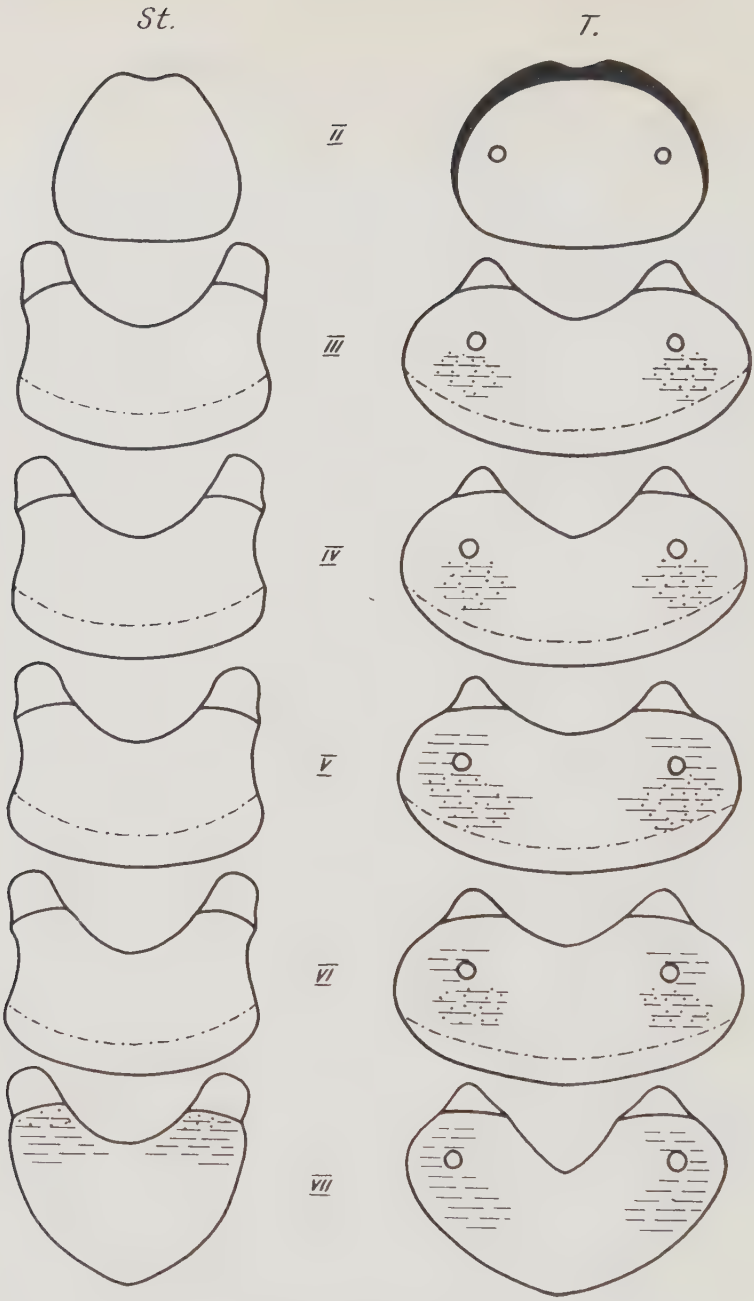


Abb. 20. *Osmia rufa* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

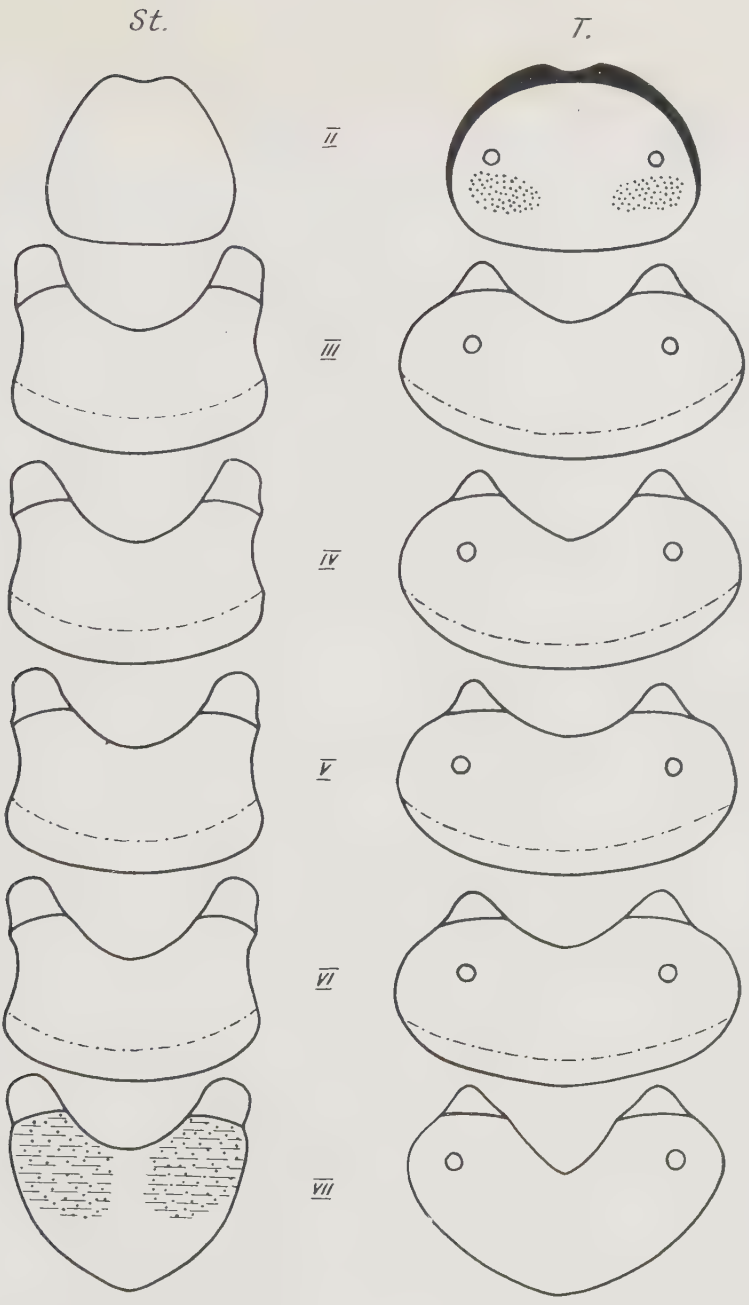


Abb. 21. *Megachile maritima* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

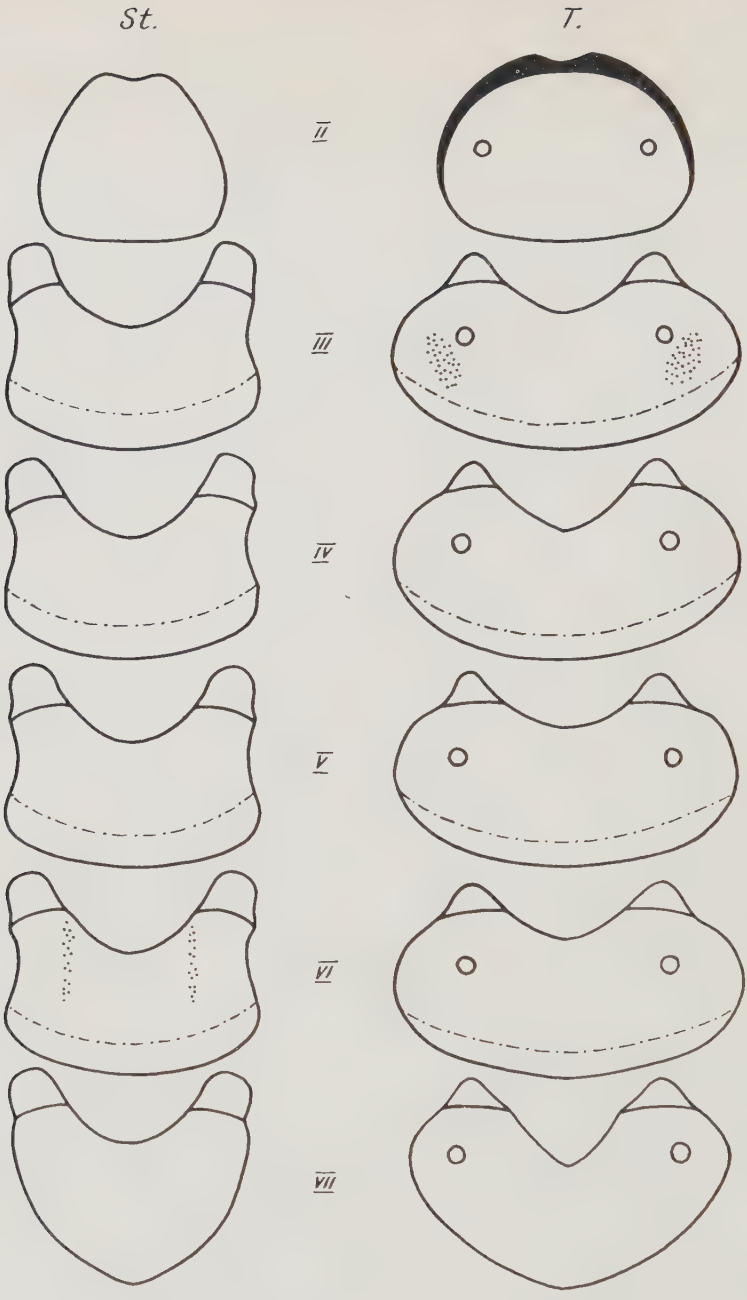


Abb. 22. *Megachile maritima* ♂♂. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

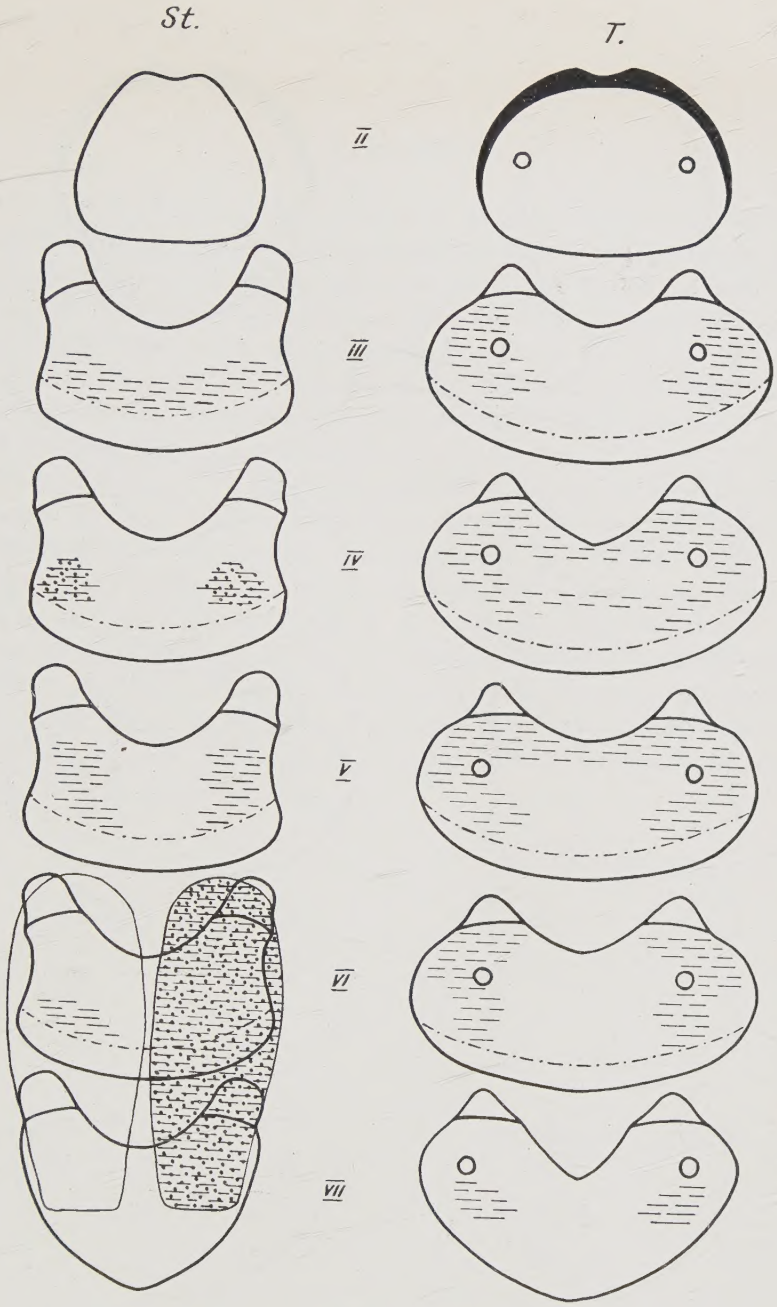


Abb. 23. *Anthidium manicatum* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

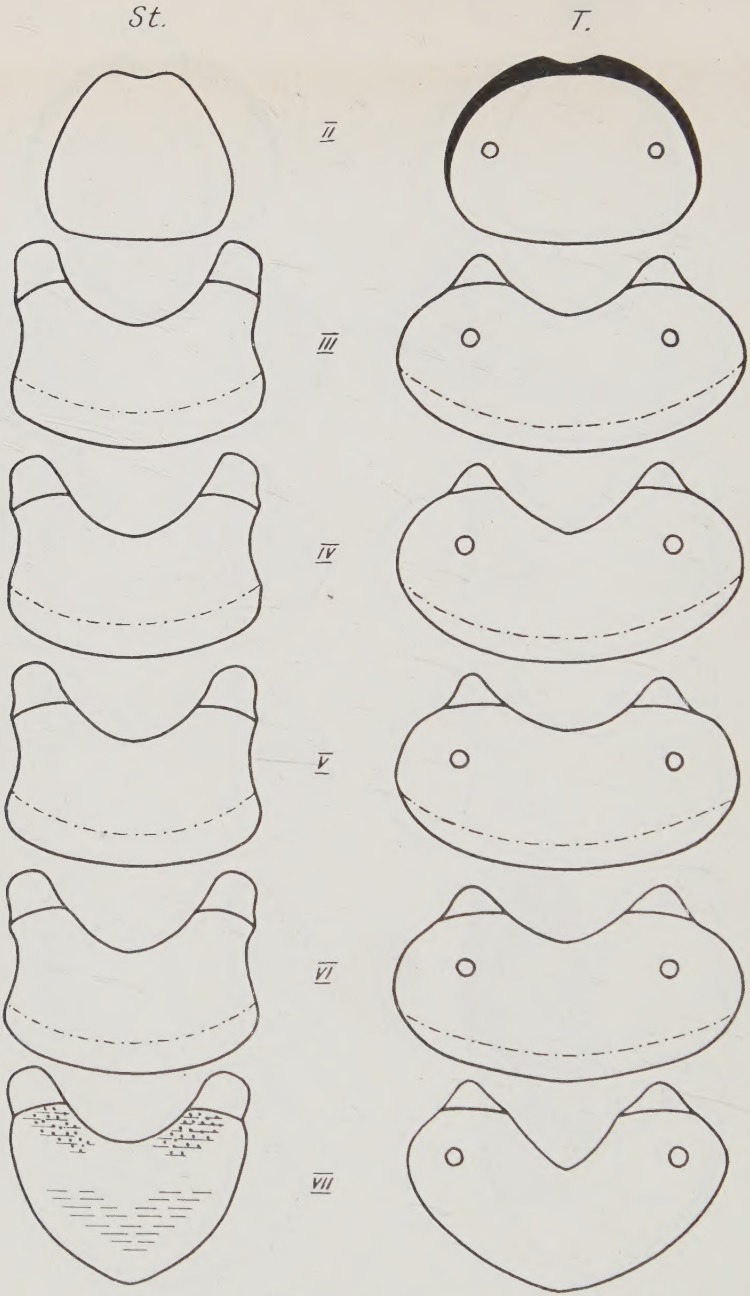


Abb. 24. *Coelioxys aurolimbata* ♀♀. Drüsenverteilung über das Abdomen (Schema).

Lebenslauf

Am 21. Februar 1936 wurde ich, Gudrun Elisabeth Altenkirch, als Tochter des Telegrafenbauhandwerkers Alfred Altenkirch und seiner Ehefrau Elisabeth, geborene Klaus, zu Berlin geboren. Im Herbst 1942 wurde ich in die 2. Volksschule zu Berlin-Steglitz eingeschult. Während der Evakuierung Berlins im Kriege besuchte ich von 1943 bis 1945 in Halberstadt die Volksschule. Im Jahre 1946 wurde ich im Gymnasium zu Berlin-Steglitz aufgenommen. Nach 9-jährigem Besuch dieser Schule legte ich dort im März 1955 die Reifeprüfung ab. Im April 1955 ließ ich mich als Studentin der Biologie an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin immatrikulieren. Als Fächer wählte ich Zoologie, Botanik und Chemie. Im Juni 1957 legte ich die Vorprüfung für die Diplomprüfung in Biologie ab. Während meines 11-semestrigen Studiums hörte ich Vorlesungen vor allem in Zoologie (Prof. W. Ulrich, Prof. K. Günther, Prof. K. Herter), angewandter Zoologie (Prof. H. Kemper), Botanik (Prof. Drawert, Prof. Werdermann), Genetik (Prof. Lüers), Chemie (Prof. Lautsch, Prof. Jahr) und Physik (Prof. Lassen).

Gudrun Altenkirch